

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

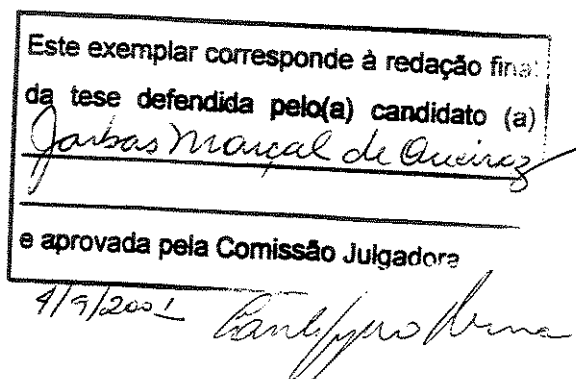


Jarbas Marçal de Queiroz

**INTERAÇÕES ENTRE FORMIGAS E ALEUROTHRIXUS AEPIM (HEMIPTERA:
ALEYRODIDAE) E SEUS EFEITOS SOBRE INSETOS DESFOLHADORES EM
CROTON (EUPHORBIACEAE).**

Orientador Prof. Dr. Paulo Sérgio M.C. de Oliveira

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

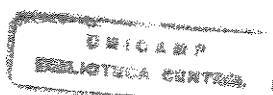


Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do título
de Doutor em Ecologia

Campinas

2001

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE



UNIDADE	B.C.
N.º CHAMADA:	T/ UNICAMP
	Q32i
V.	Ex.
TOMBO BC/	46888
PROC.	6.392/01
C	☐
D	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	02/11/01
N.º CPD	

CM00161219-9

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

Q32i

Queiroz, Jarbas Marçal de

Interações entre formigas e aleurothrixus aepim (hemiptera: aleyrodidae) e seus efeitos sobre insetos desfolhadores em *Croton* (euphorbiaceae)/Jarbas Marçal de Queiroz. –

Campinas, SP: [s.n.], 2001.

132f.: ilus

Orientador: Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira

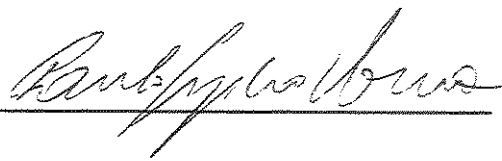
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. Interação inseto-planta. 2. Japi, Serra do. 3. Mosca branca.
4. Mutualismo – Biologia. I. Oliveira, Paulo Sérgio Moreira
Carvalho de. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de
Biologia. III. Título.

Data da Defesa: 04/09/2001

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira
(ORIENTADOR)



Dr. André Victor Lucci Freitas



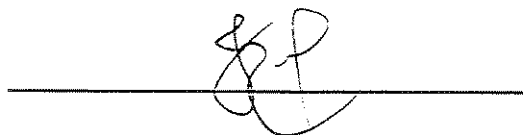
Prof. Dr. Arício Xavier Linhares



Prof. Dr. Carlos Roberto Ferreira Brandão



Prof. Dr. Kleber Del-Claro



Prof. Dr. José Roberto Trigo



Prof. Dr. João Vasconcelos-Neto



UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

AGRADECIMENTOS

Ao Paulo Sérgio Oliveira, Prof. Dr. do Departamento de Zoologia da UNICAMP, pela orientação desta pesquisa, incentivo ao trabalho acadêmico, apoio e amizade nesses últimos anos.

Aos Drs. André Victor Lucci Freitas e Arício Xavier Linhares (UNICAMP), Kléber Del-Claro (Universidade Federal de Uberlândia) e Marco Aurélio Pizo Ferreira (UNESP-Rio Claro) pelas sugestões dadas na análise prévia da tese e que foram incorporadas neste texto.

Aos vários colegas que auxiliaram direta ou indiretamente neste trabalho: Arlindo Gomes-Filho, Isabel Andrade, Inara Leal, Flavia Natércia, Gustavo Romero, Sérgio Seike e José R. Trigo. Ao Rafael Xavier Camargo pela ajuda na coleta dos dados.

Aos especialistas pela identificação dos organismos tratados neste trabalho: Inara Leal da Universidade Federal de Pernambuco e Carlos Roberto Brandão do Museu de Zoologia da USP (formigas); André V.L. Freitas e Keith S. Brown-Jr da UNICAMP (borboletas); Raymond J. Gill do Departamento de Agricultura da Califórnia e John H. Martin do Museu Britânico (aleirodídeos); Ayres Menezes-Jr da Universidade Estadual de Londrina (parasitóides); Ana Paula M. Zibordi da Fundação André Tosello (fungos) e Inês Cordeiro do Instituto Botânico (*Croton*).

À Prefeitura do Município de Jundiaí e Guarda Municipal pela autorização para trabalhar na Serra do Japi. À Direção da Base de Estudos Ecológicos e Educação Ambiental e ao pessoal do apoio pela utilização das instalações na Serra do Japi e, em especial, ao Sr. Lauro por ter facilitado o desenvolvimento deste trabalho prestando inúmeros auxílios no decorrer dos últimos 4 anos. À Direção da Reserva de Santa Genebra pela permissão para trabalhar no local.

A CAPES que concedeu uma bolsa de doutorado, à Coordenação da Subcomissão de Pós-Graduação (Ecologia) e aos funcionários da UNICAMP, especialmente do Departamento de Zoologia e da Biblioteca do Instituto de Biologia.

Um agradecimento especial ao Jonas, a meu Pai e a todos os amigos pelo apoio e ajuda nesta jornada.

Índice

Resumo.....	01
-------------	----

Introdução Geral.....	03
-----------------------	----

Pranchas.....	13
---------------	----

Capítulo I - Interações entre *Aleurothrixus aepim* Goeldi (Hemiptera: Aleyrodidae) e formigas sobre *Croton floribundus* (Euphorbiaceae).

Introdução.....	16
-----------------	----

Métodos.....	20
--------------	----

Resultados.....	23
-----------------	----

Discussão.....	44
----------------	----

Capítulo II – Tending ants protect honeydew producing whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) Environmental Entomology, 30(2): 295-297. 2001

Introduction.....	53
-------------------	----

Methods.....	54
--------------	----

Results.....	55
--------------	----

Discussion.....	58
-----------------	----

Capítulo III - Efeitos da associação formiga-Aleyrodidae na
sobrevivência de imaturos de *Anaea* (Lepidoptera: Nymphalidae:
Charaxinae) e herbivoria em folhas de *Croton floribundus*

Introdução.....	61
Métodos.....	67
Resultados.....	72
Discussão.....	83

Capítulo IV - Distribuição de formigas em arbustos de *Croton*
(Euphorbiaceae) com diferentes fontes naturais de açúcares

Introdução.....	91
Métodos.....	93
Resultados.....	96
Discussão.....	102
Conclusões Gerais.....	105
Summary.....	107
Referências Bibliográficas.....	108

Penso na troca de favores que se estabelece; no mutualismo; no amparo
que as espécies se dão; nas descargas de ajudas; no equilíbrio que ali se
completa entre rascunhos de vida de seres minúsculos

Manoel de Barros, 1990

RESUMO

Espécies do gênero *Croton* (Euphorbiaceae) formam um dos grupos dominantes em florestas semidecíduas do sudeste brasileiro. A presença de formigas forrageando freqüentemente sobre arbustos de *C. floribundus* deve-se à ocorrência de *Aleurothrixus aepim* (Hemiptera: Aleyrodidae), cujas ninfas produzem grandes quantidades de exsudatos. A observação de agregados de ninfas ao longo de 24 horas revelou que as formigas permaneceram em atividade durante todo o período, com pouca variação entre as horas do dia. A associação de formigas com aleirodídeos foi observada em todos os meses do ano, mas a densidade desses insetos foi maior no período entre Janeiro e Agosto. A associação com formigas foi benéfica para *A. aepim* pois a remoção do exsudato evitou a infecção por fungos e aumentou a sobrevivência das ninfas nos agregados. A contaminação generalizada dos agregados de ninfas de *A. aepim* por fungos foi três vezes mais freqüente na ausência de formigas. As folhas de *Croton* são consumidas por larvas de borboletas *Anaea* (Lepidoptera: Charaxinae) e as formigas associadas aos aleirodídeos removeram ovos e predaram as larvas desses herbívoros. Os efeitos sobre os imaturos foram dependentes da intensidade de forrageamento das formigas sobre as plantas, mas não houve efeitos significativos da interação sobre a taxa de herbivoria em folhas de *C. floribundus*. A distribuição de formigas foi mais homogênea entre as partes das plantas em espécies de *Croton* com nectários extraflorais (NEFs) do que com aleirodídeos. Essa distribuição menos concentrada das formigas em plantas com nectários extraflorais aumenta a chance de encontros desses predadores com insetos desfolhadores. Este trabalho é o primeiro em interações entre formiga e

uma espécie de Aleyrodidae. O estudo demonstrou o impacto das formigas sobre a sobrevivência de moscas-brancas e mostrou que esse mutualismo formiga-Aleyrodidae pode também afetar insetos herbívoros associados a planta hospedeira em uma floresta tropical.

INTRODUÇÃO GERAL

A frase atribuída ao naturalista inglês J.B.S. Haldane de que Deus teria uma grande apreciação por besouros, dada a enorme diversidade desses insetos, tornou-se clássica nos textos de ecologia. Também seria igualmente plausível dizer que a apreciação do Criador envolve as plantas, os insetos que se alimentam delas e os inimigos naturais desses insetos. Em conjunto, essas espécies podem representar mais de 50% da diversidade de comunidades terrestres (Southwood 1978). A análise dos fatores que influenciam as interações dessas espécies tem sido a tarefa de muitos entomologistas, estimulados pelo trabalho de Price e colaboradores sobre ecologia tri-trófica (Price *et. al.* 1980).

Pela dificuldade prática em se estudar comunidades inteiras, concentrar a atenção em teias tróficas que envolvem as plantas, os herbívoros e os inimigos naturais constitui-se numa ótima estratégia (May 1988). As plantas representam a base de recursos de comunidades terrestres e os insetos herbívoros são, de longe, os organismos mais abundantes e diversos encontrados sobre elas (Strong *et. al.* 1984). Além disso, os organismos pertencentes ao terceiro nível trófico, i.e. os inimigos naturais, podem afetar a sobrevivência dos herbívoros sobre as plantas, sendo um fator importante na estruturação das comunidades terrestres (Price *et. al.* 1980).

As interações entre plantas, herbívoros e inimigos naturais remetem aos estudos dos fatores reguladores das populações de insetos herbívoros, com dois pontos de vista principais. Alguns sugerem que as populações desses insetos são reguladas por fatores agindo de cima para baixo na cadeia trófica, i.e. pela ação

de inimigos naturais (e.g. Hairston *et. al.* 1960). Em oposição, outros defendem que as populações de herbívoros são controladas por fatores que agem de baixo para cima, ou seja, seriam limitadas pela base de recursos (e.g. Murdoch 1966). A controvérsia já dura 40 anos e parece pouco provável que haja apenas um fator preponderante que regule as populações de insetos herbívoros (veja Hunter & Price 1992).

O impacto de insetos herbívoros sobre as plantas pode ser muito grande, pois eles causam redução da área fotossinteticamente ativa, aumento da infecção por patógenos, abscisão prematura das folhas e redução da sobrevivência das plantas (Bentley *et. al.* 1980, Thresh 1981, Stiling & Simberloff 1989). Além disso, os insetos sugadores de seiva das plantas são vetores de patógenos e podem também contaminar as plantas com seus excretas, o que promove o crescimento de fungos e reduz a eficiência fotossintética das partes atingidas (Buckley 1987a,b, Gerling 1990).

Embora haja grande abundância de recursos, os herbívoros enfrentam uma série de barreiras para explorarem as plantas como alimento. Entre elas, há os problemas de fixação ao substrato e o risco de dessecação (Strong *et. al.* 1984). A presença de pêlos, tricomas, resinas, espinhos, cores e formas não atraentes e uma grande diversidade de compostos químicos secundários, são características das plantas que impedem ou reduzem seu consumo, bem como afetam o crescimento e a reprodução dos insetos (Whitman 1994). Há que se considerar ainda a existência de respostas induzidas nas plantas pelo ataque dos insetos, com dois efeitos principais: o primeiro é um aumento na concentração de compostos químicos secundários, afetando a ingestão e digestão dos produtos

vegetais pelos insetos (Karban & Myers 1989); o segundo é a liberação pelas plantas de substâncias voláteis que servem como pistas para os inimigos naturais encontrarem os herbívoros (Faeth 1990, Agrawal & Rutter 1998).

Outra barreira impedindo a utilização das plantas pelos herbívoros é a simples existência de seus inimigos naturais, destacando-se os parasitóides (e.g. dípteros e himenópteros) e os predadores (e.g. aranhas, formigas, vespas e alguns vertebrados). Os inimigos naturais são os responsáveis pela maior porção da mortalidade de insetos herbívoros (Cornell & Hawkins 1995). Todavia, nem todos herbívoros sofrem o mesmo grau de ataque por inimigos. Em alguns casos o ataque é severo o suficiente para causar extinções de populações (Washburn & Cornell 1981, Lei & Hanski 1997), em outros ele é trivial (Price & Craig 1984). A capacidade de atrair os inimigos naturais é amplamente variável entre as espécies de plantas. Devido ao efeito na sobrevivência dos herbívoros e no impacto da herbivoria, o benefício em atrair tais organismos deve ser uma força seletiva favorecendo o estabelecimento das associações de plantas com os membros do terceiro nível trófico (Price *et. al.* 1980).

Associação de plantas com inimigos naturais de insetos herbívoros

De modo geral é previsível que as plantas que tenham características que favoreçam as atividades de predadores e parasitóides estão em vantagem sobre suas competidoras mais próximas sem tais características. As associações de plantas com inimigos naturais de insetos herbívoros são bastante comuns (e.g. Koptur 1992), mas variam em importância para os parceiros envolvidos. Em alguns casos essas associações se desenvolveram para o estabelecimento de

interações mutualísticas obrigatórias (e.g. Janzen 1966), mas na maioria dos casos a associação é facultativa e não envolve dependência mútua entre os organismos (e.g. Bentley 1977).

As interações mutualísticas ocorrem quando há benefícios para ambas as espécies envolvidas (Boucher *et. al.* 1982). O estudo de mutualismos começou no século passado mas, apesar de um início promissor, os ecologistas dedicaram pouca atenção ao tema se comparado com os trabalhos sobre competição e predação (Boucher *et. al.* 1982). Mais recentemente, o interesse sobre o assunto aumentou bastante e gerou um bom número de estudos envolvendo interações de animais e plantas (Bronstein 1994). Particularmente, devido ao grande número de estudos e à variedade de aspectos investigados, as análises das interações entre formigas e plantas têm ajudado bastante na compreensão das interações mutualísticas (Bronstein 1998).

As associações estreitas de plantas com formigas que nidificam nas estruturas vegetativas estão restritas a gêneros de plantas conhecidas como mirmecófitas, tais como *Acacia*, *Cecropia*, *Macaranga*, *Triplaris* e *Tachigalia*. Em espécies desses grupos, as formigas forrageiam com maior intensidade e frequência sobre a folhagem, eliminando consumidores e competidores das plantas e, em geral, seus efeitos são benéficos (Janzen 1966, 1969; Fiala *et. al.* 1989, Oliveira *et. al.* 1987, Fonseca 1994). Plantas também possuem estruturas produtoras de néctar (nectários) ou corpos alimentares (beltianos e müllerianos) que servem de alimento para formigas e parasitóides (Koptur 1991). A presença de nectários extraflorais já foi registrada em quase 1000 espécies de plantas, distribuídas principalmente nas regiões tropicais (Bentley 1977, Oliveira & Leitão-Filho 1987,

Koptur 1992). A presença dessas estruturas que servem de alimento para formigas pode aumentar o grau de proteção das plantas devido ao comportamento agressivo das formigas (Bentley 1977a). Essas associações são casos bem registrados de maneiras indiretas de reduzir as perdas por herbivoria, e de modo geral tem um efeito positivo sobre as plantas (Koptur 1992, mas veja Koptur & Lawton 1988).

As plantas podem também ser ativamente visitadas por formigas devido a presença de herbívoros que produzem líquidos ricos em carboidratos (exsudatos). Formigas associam-se com espécies de Lycaenidae e Riodinidae (Lepidoptera) e também com homópteros para a coleta desses exsudatos, visitando constantemente as plantas com tais insetos (Way 1963, Buckley 1987a,b, DeVries 1991, DeVries *et. al.* 1986, Del-Claro & Oliveira 1999). Os resultados dessas associações para as plantas são amplamente variáveis, indo de efeitos negativos a positivos (Koptur 1992).

Interações Formiga-Homoptera¹

A descoberta de que formigas visitam regularmente agregados de homópteros para obterem alimentos é antiga, mas o primeiro a analisar o assunto com maior detalhe foi Way (1963). Ele considerou as associações de formigas e homópteros como mutuamente benéficas, sem necessariamente implicar em interdependência obrigatória. Algumas espécies de homópteros podem apresentar modificações estruturais, comportamentais e no ciclo de vida que podem ser interpretadas como

¹ Apesar da ordem Homoptera ter sido eliminada da classificação atual (e.g. Campbell *et. al.* 1994) o texto mantém essa terminologia devido a vasta literatura existente sobre associações formiga-Homoptera.

adaptações para a associação com formigas (Way 1963, Bristow 1991, Seibert 1992). Mas, de modo geral, as associações de homópteros com formigas são consideradas como mutualismos facultativos (Buckley 1987a,b, Brontein 1994).

As formigas coletam freqüentemente o exsudato de muitas espécies de homópteros, principalmente, em Aphididae, Coccidae, Pseudococcidae e Membracidae (Hölldobler & Wilson 1990). Devido ao benefício óbvio da associação para as formigas ser o alimento e não havendo indicações de que formigas possam ser dependentes de homópteros (e.g. Ryti 1992), as análises estão centradas nos benefícios conferidos a esses últimos. Ao coletar o líquido, as formigas podem conferir uma gama de benefícios aos homópteros, sendo que a proteção contra inimigos naturais é o mais freqüentemente relatado nos estudos (Buckley 1987a,b). Além desse efeito, as formigas promovem a limpeza dos agregados de ninfas evitando que os exsudatos acumulem-se sobre os indivíduos, o que favoreceria o crescimento de fungos, podendo causar mortalidade generalizada dos homópteros (Way 1963).

As associações de formigas com homópteros podem também resultar em benefício para as plantas, caso as formigas tenham efeitos negativos sobre outras espécies de herbívoros (Messina 1981, Seibert 1992, Floate & Whitham 1994). Todavia, há também a possibilidade das formigas perturbarem os inimigos naturais de outros desfolhadores e dessa forma sua presença teria um efeito negativo para as plantas (Fritz 1983). Além do mais, a presença de formigas coletando o exsudato de homópteros aumenta a sobrevivência desses insetos, o que é desvantajoso para as plantas (Buckley 1987a,b). De modo geral, as

interações de formigas com homópteros têm demonstrado mais efeitos negativos do que positivos para as plantas (Koptur 1992).

Se os efeitos das associações de formigas com plantas portadoras de nectários extraflorais sobre herbívoros estão bem evidenciados (Koptur 1992), o mesmo não pode ser dito sobre para as associações formiga-Homoptera. Na realidade existe um número muito pequeno de trabalhos que avaliaram essa questão e portanto há uma clara necessidade de mais dados sobre o assunto. Além disso, trabalhos experimentais sobre sistemas formiga-homóptero-plantas são ainda muito escassos em ambientes tropicais.

O sistema abordado e os objetivos do trabalho

Croton (Euphorbiaceae) é um gênero muito comum e abundante no sudeste brasileiro e as plantas jovens ocorrem em grande abundância em áreas de clareiras naturais ou antrópicas. Várias espécies podem ser encontradas na região onde o estudo foi desenvolvido, sendo que algumas possuem nectários extraflorais, e.g. *C. alchomeicarpus*, *C. priscus*, *C. salutaris* e *C. urucurana*. Esse não é o caso de *C. floribundus*, que não possui qualquer estrutura especializada para produção de líquidos açucarados. Entretanto, a espécie é hospedeira de *Aleurothrixus aepim* Goeldi (Hemiptera: Aleyrodidae), que produz grandes quantidades de exsudatos. Essa espécie de aleirodídeo tem sido associada a *Manihot* spp. (Euphorbiaceae) (Bondar 1923) e não há registros de sua ocorrência em outros tipos de plantas. O presente trabalho é o primeiro a associá-la com um outro gênero de Euphorbiaceae.

As folhas de *Croton* são consumidas por imaturos de algumas espécies de borboletas, principalmente, dos ninfalídeos da subfamília Charaxinae. Estudos de interações entre insetos herbívoros e *Croton* são bastante escassos e tratam principalmente da biologia e ecologia de espécies de *Anaea* (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae) associadas ao gênero (Muyschondt 1975, DeVries 1987, Ackery 1988, Caldas 1991, 1992, 1994, 1995).

Interações de formigas com plantas da família Euphorbiaceae são muito frequentes, o que pode estar associado ao fato de que mais de 30 gêneros possuem nectários extraflorais (Elias 1983; Koptur 1992; Fiala & Lisenmair 1995). Em *Macaranga*, por exemplo, existem associações com formigas que vão desde facultativas até mutualismos obrigatórios (Fiala & Maschwitz 1991, 1992). No gênero *Croton*, as formigas visitam os nectários extraflorais (Freitas *et. al.* 2000), as inflorescências (Passos 1995, Domínguez *et. al.* 1989) e podem também atuar na dispersão das sementes (Passos & Ferreira 1996).

Os objetivos deste estudo consistem em investigar a freqüência de ocorrência de formigas sobre arbustos de *Croton floribundus* e sua associação com o aleirodídeo *Aleurothrixus aepim* (Capítulo I). Analisar as interações de formigas com *A. aepim*, avaliando-se experimentalmente os benefícios conferidos aos aleirodídeos e seus aspectos condicionantes (Capítulo II). O trabalho também trata do efeito dessa associação formiga-aleirodidae para a sobrevivência de imaturos de borboletas *Anaea* e para o dano causado por essas às folhas de arbustos de *C. floribundus* (Capítulo III). Na última parte investiga-se a distribuição de formigas na folhagem de espécies de *Croton* que possuem diferentes fontes de líquidos açucarados – exsudato de aleirodídeo e néctar extrafloral (Capítulo IV).

Locais do Estudo

A Serra do Japi é uma área de floresta contínua no Estado de São Paulo, com aproximadamente 300 Km². As altitudes variam entre 700 m e 1300 m acima do nível do mar e temperatura média vai de 15,7 °C a 19,2 °C no mês mais frio (julho), e 18,4 °C a 22,2 °C no mês mais quente (janeiro). A vegetação é caracterizada como floresta mesófila semidecídua (Morellato 1992). A Reserva de Santa Genebra é um fragmento de floresta mesófila semidecídua, com área de 2,52 Km², localizada no município de Campinas. O clima é tropical sazonal, com temperatura média anual de 20,6 °C (Morellato & Leitão-Filho 1995) (Figura 1). O gênero *Croton* é um dos principais dominantes da vegetação tanto da Serra do Japi quanto da Reserva de Santa Genebra (Rodrigues & Shepherd 1992, Morellato & Leitão-Filho 1995). Os arbustos de *Croton* são muito abundantes ao longo de trilhas e estradas nos locais de estudo e neste trabalho todas as observações e manipulações experimentais foram realizadas nesses ambientes (ver Prancha I).

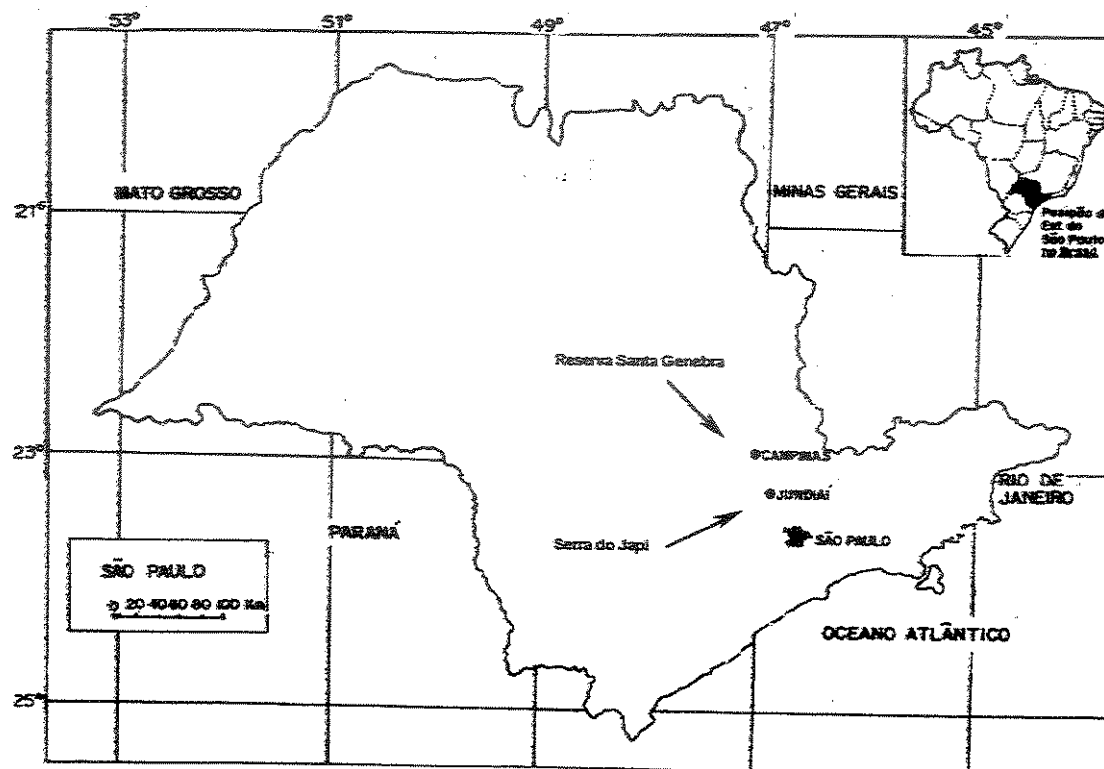
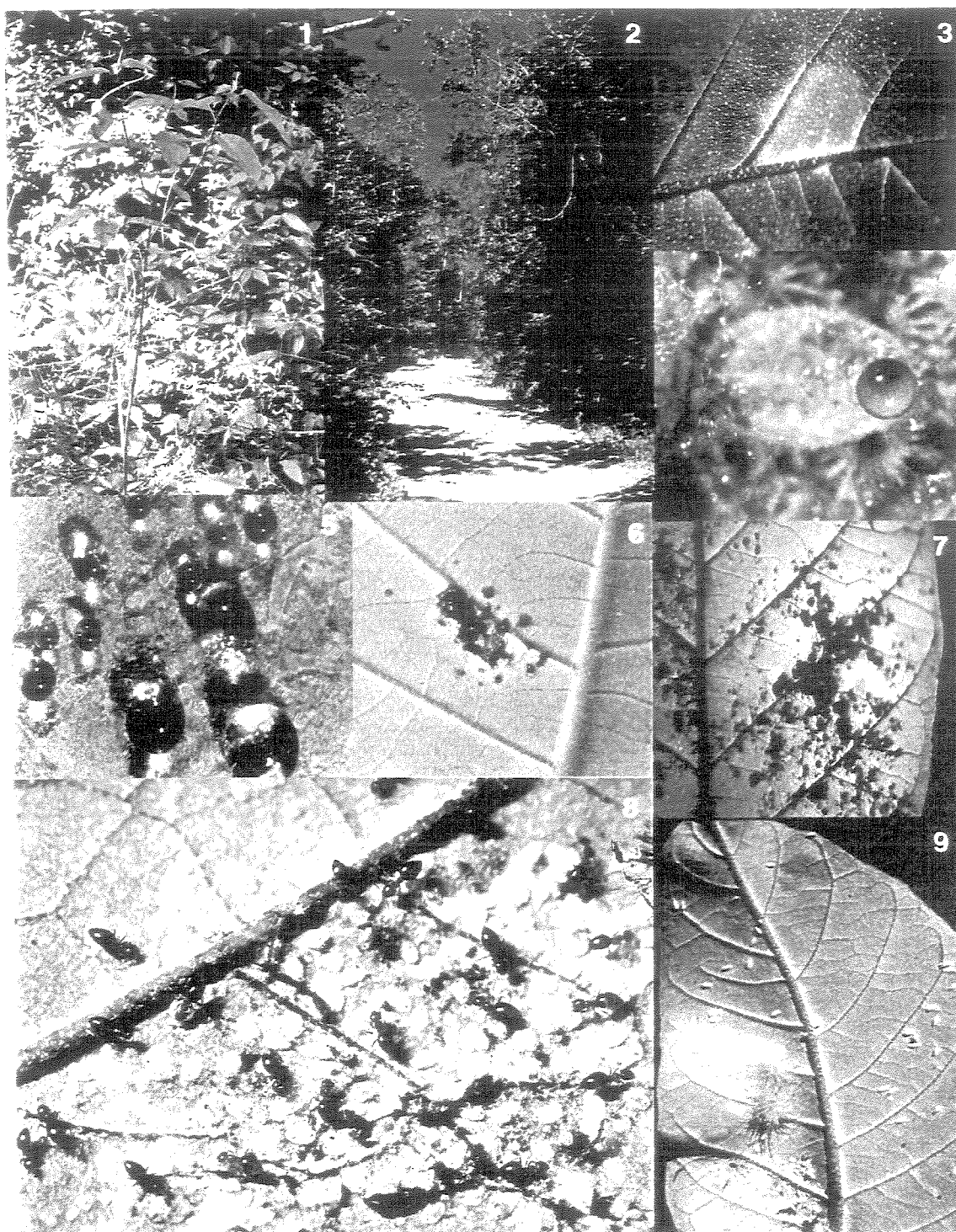


Figura 1 – Mapa do Estado de São Paulo mostrando a localização das áreas de estudo. A Reserva de Santa Genebra está localizada no Município de Campinas e possui uma área de 2,52 Km². A Serra do Japi está localizada na região de Jundiaí e tem uma área de 330 Km². O mapa foi modificado a partir de Morellato & Leitão-Filho (1992).



Prancha I – (1) *Croton floribundus* (2) um dos ambientes na Serra do Japi onde os trabalhos foram feitos (3) desova de *Aleurothrixus aepim* (4) ninfa de *A. aepim* (5) agregado de ninfas com gotas do exsudato (6) exsudato acumulado em agregado não visitado por formiga (7) infecção generalizada por fungo em razão da ausência de formigas (8) agregado de ninfas sendo visitado por formigas *Brachymyrmex* (9) adultos de *A. aepim* emergidos em folha de *C. floribundus* Foto 8: P.S. Oliveira



Prancha II – (1) Ovo de *Anaea ryphea* (2) larva de 1º estágio de *A. ryphea* (3) larva de 4º estágio de *A. ryphea* ainda sobre refúgio (4) larva de 5º estágio de *A. ryphea* (5) refúgio tubular utilizado por larvas de 4º e 5º estádios (6) adulto de *A. appias* alimentando-se em fruto sobre o chão da floresta (7) *C. floribundus* desfolhado por *Anaea*. Fotos 1 e 2: A. Gomes-Filho; Foto 4: I. Andrade.

CAPÍTULO I

Interações entre *Aleurotrixus aepim* Goeldi (Hemiptera:
Aleyrodidae) e formigas sobre *Croton floribundus*
(*Euphorbiaceae*)

INTRODUÇÃO

As formigas utilizam as folhagens das plantas como substrato para seu forrageamento e podem construir seus ninhos no interior das estruturas vegetativas (Janzen 1966) ou apenas visitar ocasionalmente as plantas na busca por alimentos (Carroll & Janzen 1973). A existência de fontes previsíveis de recursos alimentares sobre as plantas, e.g. néctar extrafloral e corpos alimentares, pode aumentar a frequência de visitas por formigas (Bentley 1977a, Koptur 1992). Além disso, alguns herbívoros, e.g. homópteros e lepidópteros, produzem exsudatos que são muito atraentes para formigas, que então visitam as plantas para a coleta de tais substâncias (Way 1963, DeVries 1991).

As condições climáticas influenciam o padrão de forrageamento de formigas e as variáveis meteorológicas podem ser utilizadas para explicar as variações na abundância de formigas sobre as plantas, embora sua importância varie entre os ambientes com regimes climáticos distintos (Rico-Gray *et. al.* 1998a, b; Cuautle *et. al.* 1999; Oliveira *et. al.* 1999). Outro fator importante é a condição nutricional das plantas, que afeta a qualidade dos exsudatos produzidos e influencia o padrão de recrutamento das formigas (Auclair 1963, Cushman & Addicott 1989, 1991). Além disso, plantas com maior densidade de homópteros e, portanto, maior produção de exsudatos são visitadas por um número maior de formigas (Cuautle *et. al.* 1999). A coleta dos líquidos açucarados de nectários e insetos herbívoros pode ocorrer durante as 24 horas do dia e ser realizada por várias espécies de formigas, que se alternam entre os períodos diurno e noturno (Bentley 1977, Oliveira *et. al.* 1999, Del-Claro & Oliveira 1999).

O crescimento e a reprodução dos homópteros dependem muito da quantidade de nitrogênio das plantas. Portanto, devido à baixa concentração de aminoácidos relativo à de carboidratos, uma grande quantidade de seiva deve ser ingerida para que o inseto consiga a quantidade suficiente de nutrientes (Wäckers 2000). O excesso de líquidos ingeridos é expelido em gotas ou em jatos e o exsudato é basicamente constituído por: aminoácidos, proteínas e vários açúcares, como sucrose, maltose, glucose, fructose, trealulose e melesitose (Auclair 1963). O líquido é utilizado como alimento por muitas espécies de insetos, principalmente dípteros e himenópteros, e sobretudo por formigas (Hölldobler & Wilson 1990, Cuautle *et. al.* 1999).

A coleta de exsudatos de homópteros é realizada por várias espécies de formigas, sendo um hábito mais comum em Formicinae, Myrmicinae e Dolichoderinae (Hölldobler & Wilson 1990). Essas associações são consideradas de natureza mutualística, podendo ser classificadas como mutualismos do tipo facultativo (Way 1963, Buckley 1987, Bronstein 1994). As formigas alimentam-se do exsudato e podem proteger os homópteros do ataque de predadores e parasitóides (Buckley 1987). Esses mutualismos já foram registrados para muitas espécies de homópteros, principalmente, das famílias Aphididae, Coccidae, Pseudococcidae e Membracidae (ver Buckley 1987). A maioria dos estudos tem envolvido a associação entre uma espécie de homóptero e uma ou poucas espécies de formigas, principalmente nas regiões temperadas (*e.g.* Sudd 1983, Seibert 1992, Vinson & Scaborough 1991, Cushman & Addicot 1989, mas ver Del-Claro & Oliveira 1999, 2000).

Os afídeos são os principais produtores de exsudatos nas regiões temperadas e muitas espécies exibem associações com formigas (Buckley 1987a, Hölldobler & Wilson 1990). Entretanto, em alguns locais a proporção de espécies na família que associam-se com formigas pode ser muita baixa (Bristow 1991a). Vários fatores podem influenciar a frequência de associação entre homópteros e formigas. Entre esses, as características biológicas das espécies de plantas, homópteros e formigas; a qualidade nutricional das plantas, a abundância local e a composição da fauna de formigas apresentam potencial para afetar as interações (Bristow 1984, 1991a; Stadler & Dixon 1999). Em regiões tropicais os aleirodídeos podem ser considerados como os equivalentes ecológicos dos afídeos (Byrne & Bellows 1991). Embora os aleirodídeos também excretem grandes quantidades de exsudatos (Blua & Toscano 1994, Yee *et. al.* 1996), com composição química similar a de outros grupos de homópteros (Byrne & Bellows 1991), não há registros de sua associação com formigas.

Os aleirodídeos, ou moscas-brancas, são de tamanho pequeno (adultos $\cong$ 1-4 mm), normalmente pouco conspicuos, e em sua maioria de origem tropical (Bink-Moenen & Mound 1990). Esses insetos possuem quatro estágios de vida; o ovo, o primeiro estágio ninfal móvel, dois estágios seguintes sésseis, a pupa e o adulto (Gill 1990). Os ovos são normalmente alongados e reniformes; o comportamento de oviposição varia bastante entre as espécies, mas normalmente os ovos são agrupados e mais frequentemente postos na superfície inferior das folhas (Byrne & Bellows 1991). Os adultos têm aparência esbranquiçada devido a presença de uma cera que recobre todo o corpo; machos e fêmeas copulam logo após a

emergência ou dentro de poucos dias e podem viver até mais de 1 mês (Gill 1990, Byrne & Bellows 1991). O tempo de desenvolvimento das espécies varia bastante. *Aleurothrixus floccossus* leva cerca de 30 dias e *Bemisia tabaci* de 17 a 65 dias, e a maioria das espécies apresentam várias gerações durante o ano (2 a 6) sendo que em ambientes tropicais o desenvolvimento e reprodução podem ser contínuos (Byrne & Bellows 1991).

Muitas espécies de Aleyrodidae são vetores eficientes de vírus para as plantas, consomem grandes quantidades da seiva do floema e seus exsudatos promovem o crescimento de fungos sobre as folhas, impedindo a atividade fotossintética (Gerling 1990). Sua importância como pragas de plantas cultivadas parece expandir-se continuamente e os prejuízos econômicos causados por algumas espécies são muito grandes (Perring *et. al.* 1993). No Brasil, os danos são causados principalmente por espécies exóticas como *Bemisia argentifolii*. As infestações podem ocorrer em cultivos de plantas ornamentais, hortaliças ou pode atingir espécies anuais de cultivo em larga escala, como algodão, soja e feijão (Lourenção & Nagai 1996). Devido a esses efeitos, enormes esforços estão sendo devotados pela comunidade científica em todo o mundo para melhor compreender a biologia e controle de aleirodídeos (Gerling 1990).

A mosca-branca *Aleurothrixus aepim* está associada no Brasil, principalmente, a *Manihot* spp. (Bondar 1923) mas as informações disponíveis são restritas aos aspectos de manejo da espécie em agroecossistemas (Bellotti *et. al.* 1999). Em áreas de floresta do sudeste brasileiro *A. aepim* ocorre em espécies de *Croton*, sendo muito comum nas folhas de *C. floribundus*. Essa espécie de *Croton*, ao contrário das outras que ocorrem na área estudada, não possui nectários

extraflorais. Este estudo fornece as primeiras informações sobre a ocorrência de *A. aepim* em condições naturais. Os principais objetivos são: (1) quantificar a ocorrência de imaturos e de adultos do aleirodídeo ao longo do ano; (2) investigar a influência dos aleirodídeos sobre a presença de formigas em arbustos de *C. floribundus*; (3) analisar os efeitos de variáveis climáticas na ocorrência de aleirodídeos e formigas; (4) avaliar a frequência da associação formiga-aleirodídeo ao longo do ano e a atividade diária de formigas na coleta dos exsudatos.

MÉTODOS

a) Amostras mensais de *Aleurothrixus aepim* e formigas em arbustos de *Croton floribundus*

A ocorrência de *A. aepim* e de formigas em arbustos de *Croton floribundus* (até 2 m de altura) foi analisada mensalmente, durante um ano (Jan.-Dez./1998), nas margens de duas trilhas, ao longo de 500 m, na Serra do Japi. Uma delas em altitude de 950 m e a outra a 850 m acima do nível do mar. Em cada mês inspecionava-se 80 plantas diferentes, observando-se uma distância mínima de 5 metros entre plantas. As observações de aleirodídeos e formigas nessas plantas foram realizadas no período entre 9 e 15 horas. Em cada planta registrou-se o número de desovas, ninfas e adultos de *A. aepim*, e de formigas, anotando-se também o número total de folhas.

Exemplares das formigas presentes sobre a planta foram coletados. Para cada agregado de ninfas registrou-se o número de ninfas e de formigas associadas. A posição vertical da folha com o agregado foi determinada medindo-se a distância entre o ponto de inserção do pecíolo na planta e o meristema apical.

Análise dos dados

A ocorrência de aleirodídeos e formigas em *C. floribundus* foi analisada em duas escalas: ocupação das plantas e densidade por folhas. O número médio de plantas com *A. aepim* e/ou formigas foi calculado mensalmente, sendo que o número médio de formigas foi calculado para plantas com e sem *A. aepim*. A densidade de *A. aepim* e formigas por folhas foi calculada dividindo-se o número total observado (desovas, agregados de ninfas, total de ninfas, adultos e formigas) pelo total de folhas de cada planta. Para analisar a distribuição dos agregados na planta criou-se uma razão entre a distância da folha com agregado ao meristema apical e o comprimento da planta.

Foram feitas análises de regressão múltipla para se determinar a relação entre as densidades de *A. aepim*, formigas e variáveis meteorológicas (temperatura, umidade e precipitação). Os dados meteorológicos utilizados nessas análises foram coletados na Estação Experimental do Instituto Agronômico de Campinas, em Jundiaí. As densidades de formigas ao longo do ano foram analisadas propondo-se classes com períodos de quatro meses de intervalo e comparando as densidades entre as classes com o uso de análise estatística não-paramétrica.

Realizaram-se análises de regressão entre o número de ninfas (variável independente) e o número de formigas (variável dependente) para os quatro

gêneros mais comuns de formigas encontrados na Serra do Japi associados a *A. aepim*.

Para analisar o efeito das ninfas sobre a presença de formigas em arbustos de *C. floribundus*, comparou-se com teste não-paramétrico (Teste de Mann-Whitney) o número total de ninfas entre plantas com e sem formigas. O mesmo teste foi aplicado considerando-se somente as plantas com ninfas do aleirodódeo. Análise de variância não-paramétrica para um fator foi também utilizada para comparar as densidades de formigas entre períodos do ano (Teste de Kruskal-Wallis).

Para avaliar se o tamanho dos agregados de ninfas de *A. aepim* é importante para a atração das formigas, comparou-se o tamanho de agregados sem formigas com os agregados que tinham pelo menos uma formiga. Também foi avaliado a importância do número total de ninfas nas plantas sobre o recrutamento de formigas, comparando-se esse número entre plantas sem formigas e plantas com pelo menos uma formiga. E por último, analisou-se a distribuição vertical de ninfas de *A. aepim* e formigas nas plantas, comparando-se o tamanho dos agregados de ninfas, o número de formigas por agregado e a atividade das formigas nos agregados (formigas/ninfas) em relação às classes de posicionamento vertical dos agregados nos arbustos de *C. floribundus*. Todas essas comparações foram feitas utilizando-se análises de variância não-paramétrica para um fator (Teste de Kruskal-Wallis).

b) Padrão diário de atividades das formigas

Para se estudar o padrão diário de atividade de formigas coletando exsudato de *A. aepim*, três censos com duração de 24 horas foram conduzidos no período

de setembro/98 a fevereiro/99. Plantas com agregados e ninfas de *A. aepim* ao longo de um transecto de 500m às margens da mata foram marcadas com uma etiqueta plástica no dia anterior ao início das observações. No dia seguinte, iniciando-se às 8 h, o número de formigas presente nos agregados foi registrado a cada duas horas. As observações encerraram-se às 6 h da manhã do dia seguinte. A cada período de observação, a temperatura foi medida com um termômetro. O nível de atividade das formigas durante as 24 hs foi analisado criando-se um índice de atividade (IAF), similar ao utilizado por Del-Claro & Oliveira (1999), que foi calculado dividindo-se o número de formigas visitando o agregado pelo número total de ninfas no agregado.

RESULTADOS

Ocupação das plantas por *A. aepim* e formigas ao longo do ano

As desovas, ninfas e adultos de *A. aepim*, assim como as formigas, foram encontradas em todas as amostragens mensais durante 1998 (Tabela 1). Os dados climáticos para o ano 1998 estão apresentados na Figura 1.

As desovas de *A. aepim* são reconhecidas nas folhas pela presença de uma área esbranquiçada, normalmente arredondada, na face inferior das folhas (ver Prancha I), podendo haver em média $1,03 \pm 0,10$ ovos/mm² (N = 16). A frequência de ocorrência de desovas em folhas de *C. floribundus* variou de 6,25 a 45% das plantas inspecionadas (N = 80); com os meses de março e agosto

apresentando as maiores freqüências (45% das plantas) e em dezembro a menor (6,25%). A freqüência de plantas com ninfas variou de 10 a 31,25%; em maio observou-se o maior número de plantas com ninfas (31,25%) e em setembro e dezembro os menores (10%). A observação dos adultos, freqüentemente acompanhados de desovas, variou de 6,25 a 45% das plantas amostradas. O padrão também apresentou-se igual ao das desovas, com os meses de março e agosto tendo os maiores números de plantas com adultos (45%), enquanto que outubro foi o mês com a menor freqüência (6,25%). As formigas foram observadas num mínimo de 3,75, e num máximo de 36,25% das plantas. Em abril observou-se o maior número de plantas com formigas (29) e em setembro o menor (3) (Tabela 1).

Do total de formigas presente nas plantas ao longo do ano, a maioria estava sobre os agregados de ninfas (78% sobre os aleirodídeos vs. 22% sobre folhas ou ramos da planta). O número médio de formigas por planta foi muito maior na presença de *A. aepim* (desovas, adultos e/ou ninfas) do que na sua ausência, em todos os meses do ano (Figura 2). As plantas sem formigas tinham em média $2,63 \pm 0,41$ ninfas ($N = 754$), enquanto que plantas com pelo menos uma formiga tinham em média $31,48 \pm 5,67$ ($N = 206$). Essa diferença no número médio de ninfas entre plantas com e sem formigas foi estatisticamente significativa (Teste de Mann-Whitney; $U = 11458$; $GL = 1$; $P < 0,0001$). Considerando-se apenas as plantas que tinham ninfas de *A. aepim*, o número médio de ninfas nas plantas sem formigas foi de $27,95 \pm 3,14$ ($N = 71$) e nas plantas com formigas foi de $56,40 \pm 9,55$ ($N = 115$). Essa diferença também foi estatisticamente significativa ($U =$

4961; GL = 1; P = 0,0137). Esses resultados indicam que a presença de formigas sobre arbustos de *C. floribundus* depende não só da presença de ninfas de *A. aepim* mas também do número total de ninfas na planta.

Tabela 1 – Parâmetros estatísticos da ocorrência de adultos e imaturos de *A. aepim* e presença de formigas nas amostras mensais de 80 diferentes plantas, a cada mês, de *C. floribundus*, de janeiro a dezembro de 1998.

Parâmetros	Plantas com desovas	Plantas com ninfas	Plantas com adultos	Plantas com formigas
Média mensal	18,66	15,5	15,66	17,66
Erro padrão	2,44	1,79	3,37	2,16
Mínimo	5	8	5	3
Máximo	36	25	36	29

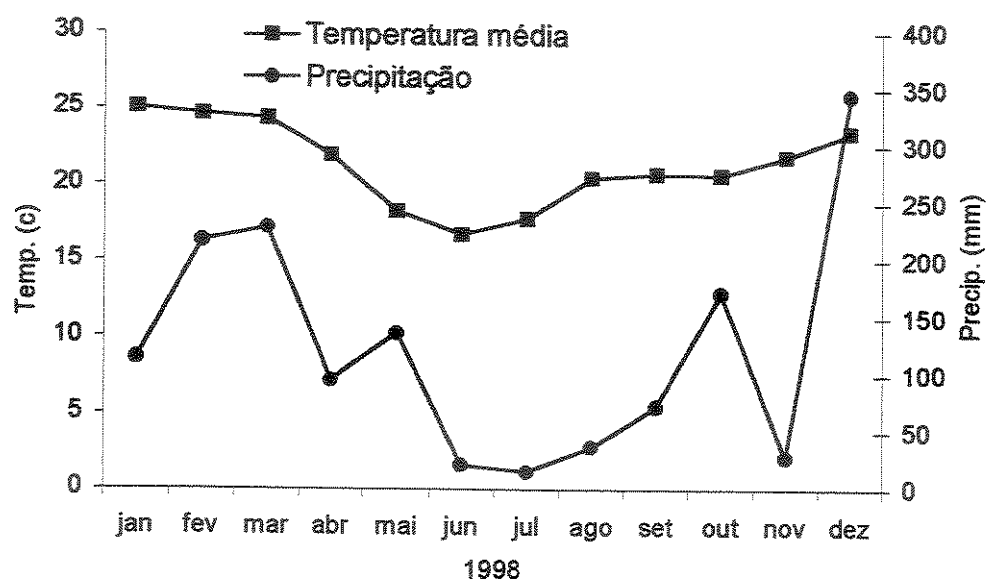


Figura 1 – Dados mensais da temperatura média e precipitação no ano 1998
fornecidos pela Estação Experimental do Instituto Agronômico de Campinas (IAC)
em Jundiaí, SP.

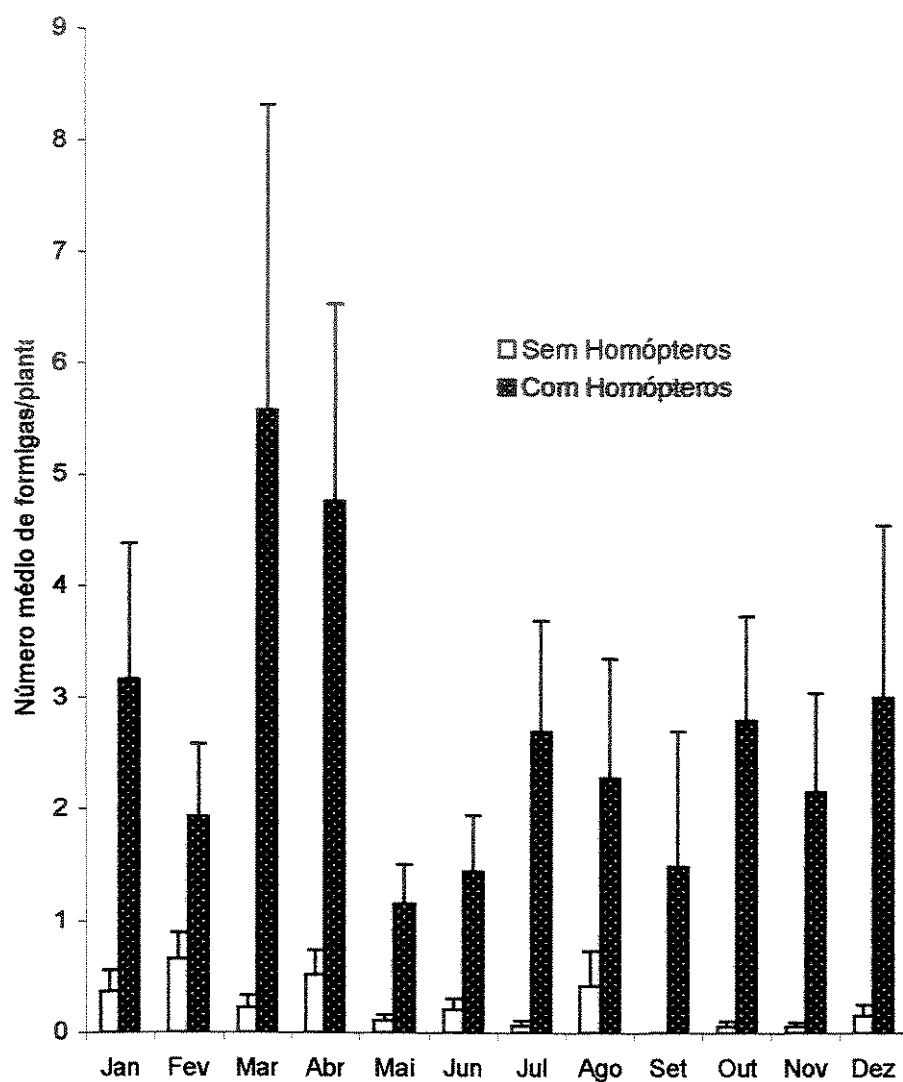


Figura 2 – Variação no número médio de formigas (+ erro padrão) em plantas com e sem *A. aepim* durante 1998. Em setembro as plantas sem aleirodídeos não tinham formigas.

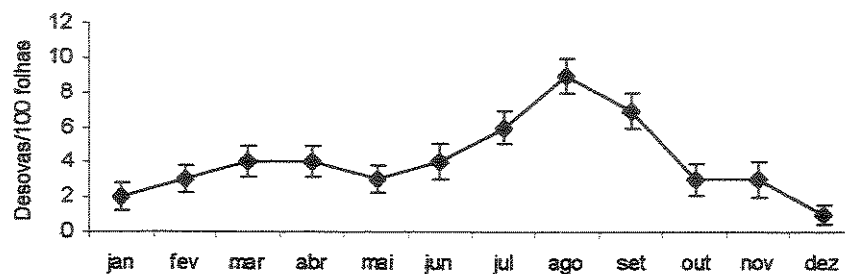
Variação mensal na densidade de *A. aepim* e formigas

A densidade média de desovas de *A. aepim* apresentou um único mês de pico, agosto, e o mês de baixa foi dezembro (Figura 3). Uma análise de regressão demonstrou que a variação mensal na densidade de desovas é explicada por dois fatores: ela é influenciada positivamente pela densidade de adultos observados, e negativamente pela precipitação mensal ($R^2 = 0.56$; GL = 2; $P = 0,0227$; $N = 12$; $y = 0,0633\text{adultos} - 0,0001\text{precip.} + 0,0464$). A densidade de adultos e de ninfas não apresentou relação com as variáveis meteorológicas.

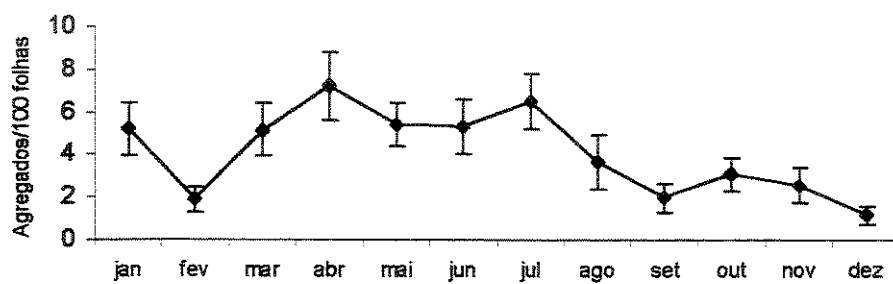
O padrão de densidade de agregados de ninfas e do total de ninfas foi muito similar ao longo do ano. As densidades desses dois parâmetros foi alta entre março e julho e depois caiu bastante em setembro, permanecendo baixa até o final do ano. A densidade de adultos de *A. aepim* ao longo do ano apresentou dois picos com um intervalo de três meses, o primeiro foi em março e o segundo em julho-agosto. A densidade de formigas sobre as plantas apresentou um padrão com três níveis distintos. As maiores densidades de formigas ocorreram de janeiro a abril, uma densidade intermediária de maio a agosto e uma densidade baixa de setembro a dezembro (ver Figura 3).

A variação na densidade de formigas ao longo do ano é explicada pela variação da temperatura e do número de ninfas. Há uma relação significativa e positiva entre a densidade de formigas e essas duas variáveis ($R^2 = 0,53$; GL = 2; $P = 0,0312$; $N = 12$; $y = 0,1510\text{ ninfas} + 0,009\text{ temp.} - 0,1903$).

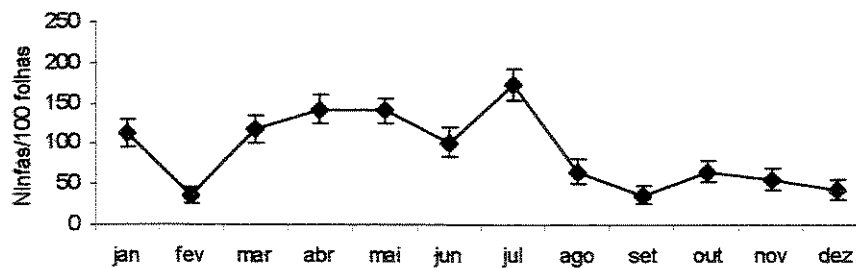
Desovas



Agregados



Ninfas



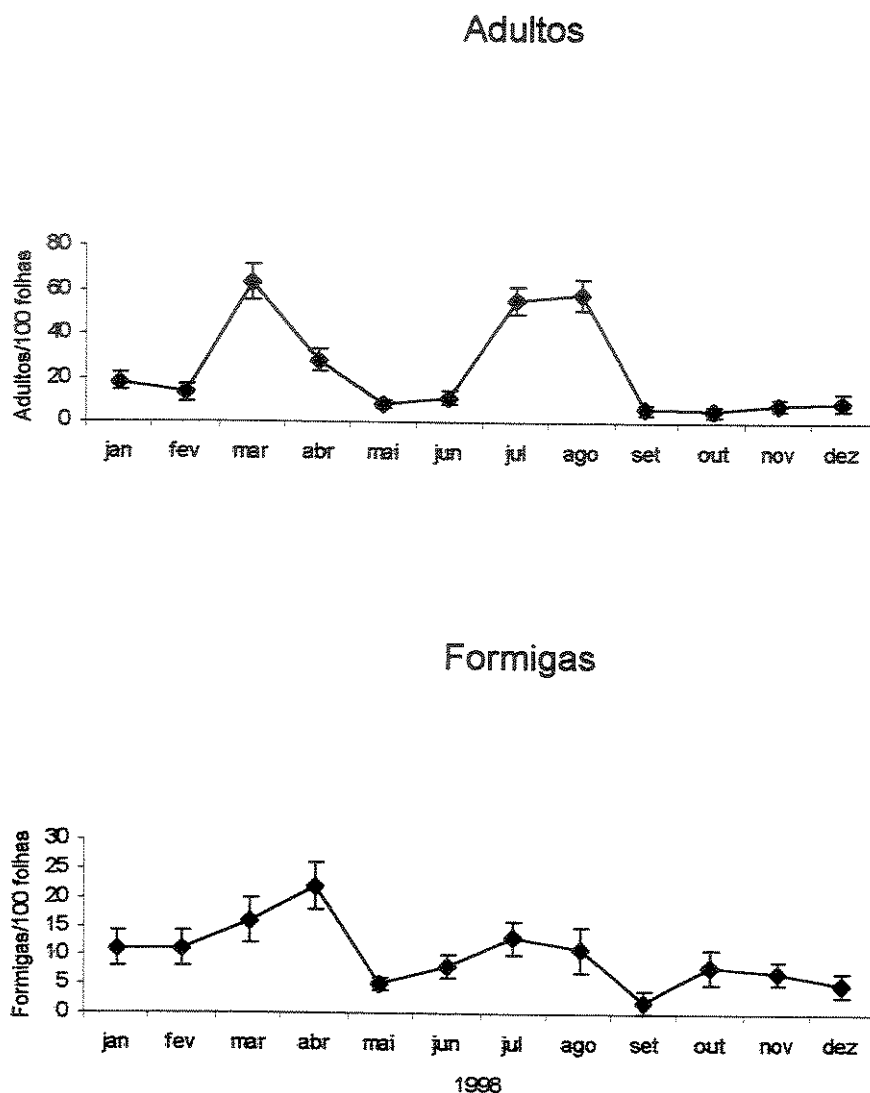


Figura 3 – Variação mensal na densidade média ($\pm$ erro padrão) de desovas, agregados, ninfas e adultos de *A. aepim* e formigas durante o ano 1998 na Serra do Japi. Dados obtidos pela inspeção de 80 arbustos de *C. floribundus* a cada mês. O número de aleirodídeos e formigas observado nas plantas foi dividido pelo número total de folhas de cada planta.

Os três períodos com patamares distintos de densidade de formigas (ver Figura 3 D) foram utilizados para classificar sua abundância ao longo do ano. As diferenças nas densidades das formigas foram significativas entre os 3 períodos (Teste Kruskal-Wallis; KW = 39,36 ; GL = 2 ; P < 0,0001), assim como as diferenças nas densidades de ninfas (KW = 13,82 ; GL = 2 ; P = 0,0009). A baixa densidade de formigas no período de maio a agosto, quando há maior densidade de ninfas, pode ser explicada pela baixa temperatura média nesses meses (Tabela 2).

Tabela 2 – Densidade média de formigas e ninfas de *A. aepim* por folha de *C. floribundus* na Serra do Japi e a temperatura média (°C), seguidos pelo erro padrão, nos três períodos analisados durante 1998.

Período	Formigas	Ninfas	Temperatura
Jan-Abr.	0,16 ± 0,02	0,39 ± 0,04	23,9 ± 0,7
Mai-Ago.	0,10 ± 0,02	0,48 ± 0,05	18,3 ± 0,8
Set-Dez.	0,06 ± 0,13	0,22 ± 0,03	21,6 ± 0,7

Visitação aos agregados de ninfas por formigas

Ao longo do ano foram encontrados 257 agregados de ninfas, 169 dos quais com formigas associadas. O tamanho médio dos agregados de *A. aepim* foi $32,56 \pm 2,62$ ninfas, com um mínimo de 2 e um máximo de 300 ninfas por folha. A diferença entre o número médio de ninfas nos agregados com formigas ($36,02 \pm 3,74$; $N = 169$) e sem formigas ($25,92 \pm 2,58$; $N = 88$) não foi estatisticamente significativa (Teste de Mann-Whitney; $U = 7838$; $GL = 1$; $P = 0,4764$). A ocupação dos agregados por formigas variou pouco ao longo do ano, ficando sempre acima de 60%, exceção ao mês de maio em que se verificou a maior proporção de agregados de ninfas sem a presença de formigas.

O tamanho médio dos agregados visitados por cada grupo de espécie foi estatisticamente diferente (Teste de Kruskal-Wallis; $KW = 16,33$; $GL = 4$; $P = 0,0025$). Os agregados visitados por *Camponotus* eram maiores que os demais e os visitados por *Crematogaster*, menores (Tabela 3). O número de formigas por agregado também foi diferente para cada grupo de espécies ($KW = 24,22$; $GL = 4$; $P < 0,0001$). Agregados visitados por *Camponotus* tinham menos formigas e agregados visitados por *Brachymyrmex* e *Pheidole* tinham mais formigas (ver Prancha I). O número de formigas por agregado relacionou-se positivamente com o tamanho dos agregados, exceção somente aos agregados visitados por espécies de *Pheidole* (Figura 4).

Tabela 3 – Tamanho dos agregados de ninfas de *A. aepim* sobre *C. floribundus* na Serra do Japi visitados por formigas e número de formigas por agregado. As diferenças observadas no tamanho médio dos agregados e no número médio de formigas foram estatisticamente significativas (ver texto).

Grupos de espécies	N	Número médio ninfas $\pm$ ep	Número médio Formigas $\pm$ ep
<i>Brachymyrmex</i> (2 spp.)	53	24,62 $\pm$ 0,14	5,55 $\pm$ 0,12
<i>Camponotus</i> (4 spp.)	22	39,40 $\pm$ 0,27	1,66 $\pm$ 0,08
<i>Crematogaster</i> (2 spp.)	39	12,42 $\pm$ 0,16	3,30 $\pm$ 0,10
<i>Pheidole</i> (2 spp.)	12	23,43 $\pm$ 0,21	5,58 $\pm$ 0,22
Outros*	43	19,77 $\pm$ 0,14	3,47 $\pm$ 0,13

* *Ectatoma*, *Pachychondila*, *Procryptocerus*, *Solenopsis*, *Pseudomyrmex*, *Wasmannia* (1 espécie de cada) e não identificados.

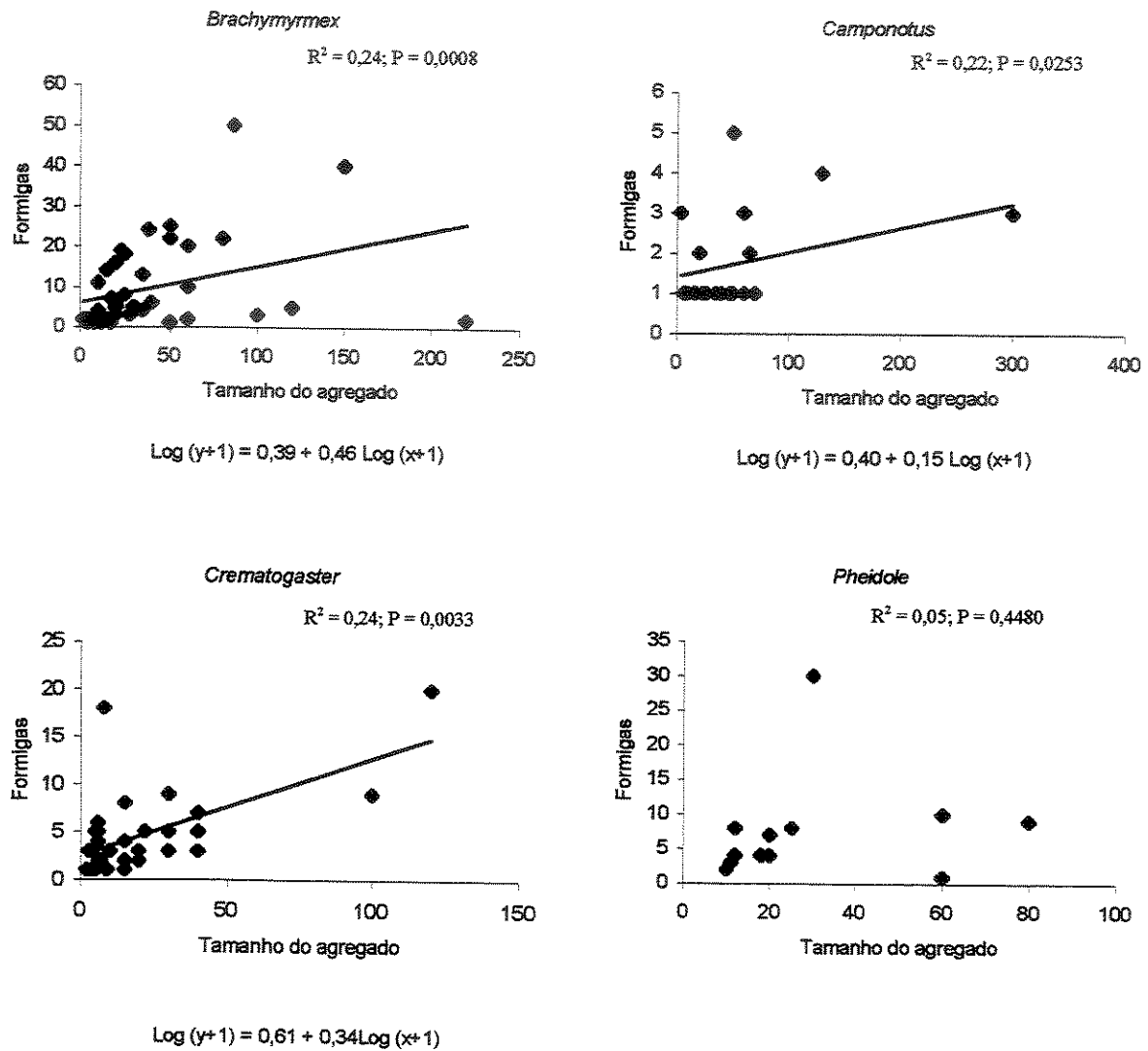


Figura 4 – Relação entre o número de formigas para os gêneros mais comuns associados à *A. aepim* e o número de ninfas por agregado em arbustos de *C. floribundus* na Serra do Japi. *Brachymyrmex* (2 spp.), *Camponotus* (4 spp.), *Crematogaster* (2 spp.) e *Pheidole* (2 spp.).

Distribuição das ninfas e formigas na planta

Para analisar a ocorrência das ninfas e o número de formigas associadas em relação à distância da folha ao meristema apical, calculou-se a razão entre a distância até o meristema apical e o comprimento total da planta. Criou-se então 8 classes com a razão variando em 0,1 cm. Os tamanhos dos agregados de ninfas foram diferentes em relação à razão calculada (Teste de Kruskal-Wallis; $KW = 17,17$; $GL = 7$; $P = 0,0163$; $N = 255$), mas não o número de formigas por agregado ($KW = 3,92$; $GL = 7$; $P = 0,7886$; $N = 255$). A maioria dos agregados foram encontrados em folhas próximas ao meristema apical e nessas folhas os agregados tinham maior número de ninfas (Figura 5). A atividade de formigas nos agregados, medida pela razão entre o número de formigas e o de ninfas, não foi diferente em relação à posição vertical dos agregados ($KW = 11,42$; $GL = 7$; $P = 0,1211$).

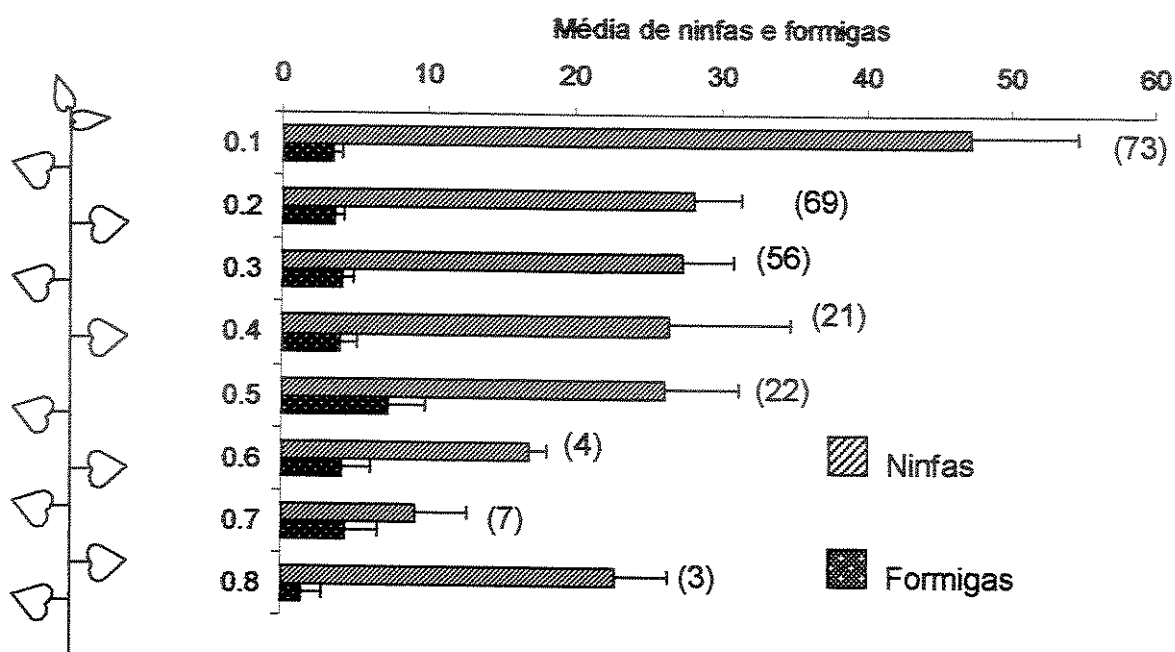


Figura 5 – Tamanho médio dos agregados de ninfas de *A. aepim* e número médio de formigas em relação à razão entre a distância da folha com ninfas ao meristema apical e o comprimento da planta de *C. floribundus* na Serra do Japi. Entre parênteses está indicado o número de agregados em cada classe.

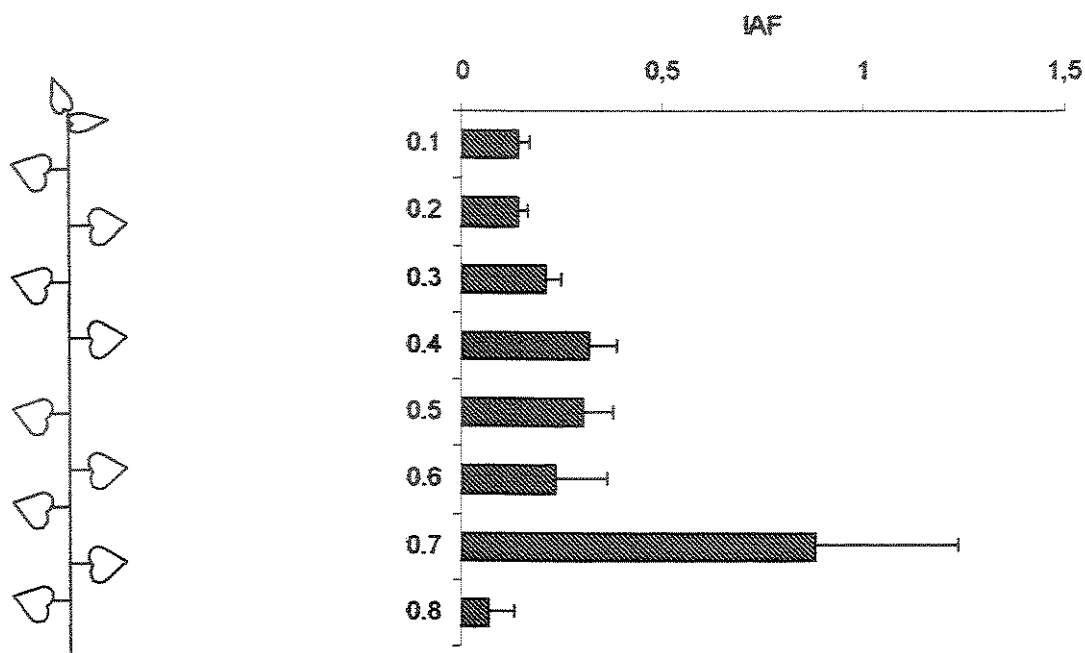


Figura 6 – Índice de atividade de formigas (IAF) em relação à posição dos agregados de ninfas de *A. aepim* em *C. floribundus*. Cada classe é o resultado da divisão entre a distância da folha com ninfas ao meristema apical e o comprimento total da planta.

Atividade de formigas ao longo do dia em agregados de *A. aepim*.

O padrão diário de atividade de formigas associadas a *A. aepim* foi descrito pela observação de 31 agregados de ninfas localizados em diferentes plantas. O primeiro censo em setembro/1998 foi feito com 8 agregados de ninfas, o segundo em dezembro/1998 com 13 agregados, e o terceiro em fevereiro/1999 com 10 agregados. Os padrões individuais são mostrados para os quatro gêneros mais freqüentemente observados durante o período de estudo: *Brachymyrmex* (2 spp.) *Crematogaster* (2 spp.), *Pheidole* (2 spp.) e *Camponotus* (5 spp.). Além desses, *Pseudomyrmex* (1sp.), *Solenopsis* (1sp.), *Acanthoponera* (1sp) e *Pachycondyla* (1sp.) foram observados durante os censos de 24 hs. A atividade média de formigas nos agregados variou muito pouco ao longo das 24 horas do dia, sendo maior no período das 8 h às 16 h e menor das 18 h às 6 h do dia seguinte (Figura 7). A queda na atividade das formigas a partir das 18 h coincide com a queda da temperatura ambiente (Figura 8). O padrão diário de atividade dos quatro gêneros mais comuns está ilustrado na Figura 9.

A maioria das espécies de formigas que visitaram agregados de ninfas de *A. aepim* são ativas ao longo das 24 horas do dia. A substituição de espécies ao longo do dia ocorreu em vários agregados e está relacionada às interações agressivas entre as espécies. Entre as formigas exclusivamente diurnas encontram-se as espécies *Pseudomyrmex* sp., *Camponotus crassus* e *Solenopsis* sp. e entre as noturnas, *Camponotus* sp3., *Camponotus* sp4 e *Acanthoponera*. *Pseudomyrmex* ocorreu somente durante o dia, nas horas mais quentes, alternando-se na ocupação dos agregados com *Brachymyrmex*. A alternância de espécies de formigas no mesmo agregado de ninfas é mostrada em quatro casos

para pares de espécies (Figura 10), e em 2 casos para alternância entre três espécies (Figura 11).

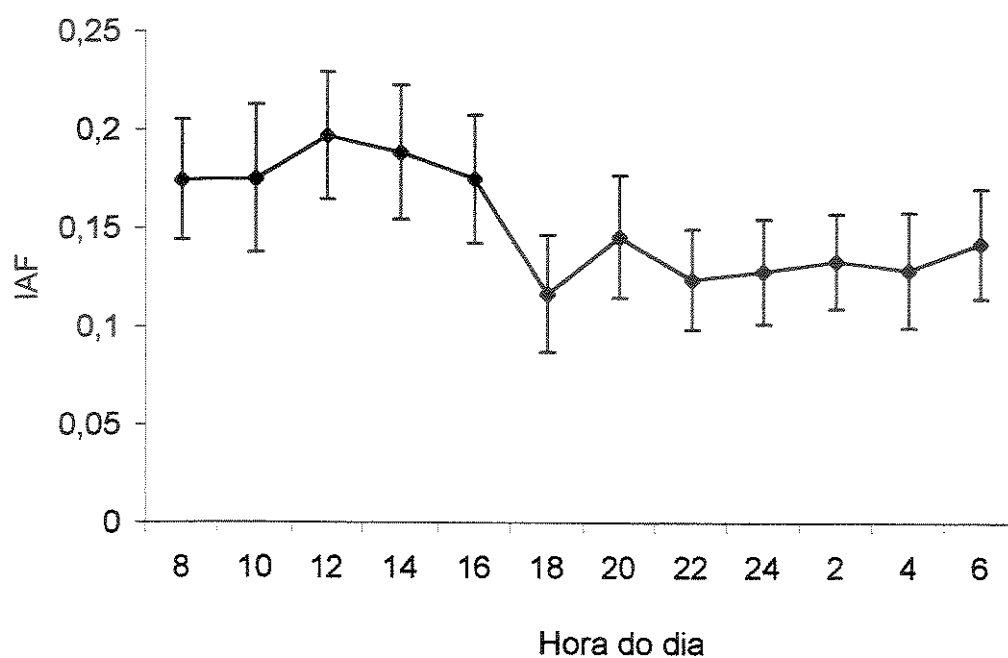


Figura 8 – Índice de atividade de formigas (número de formigas/número de ninfas no agregado) ao longo de 24 horas em agregados de ninfas de *A. aepim* em folhas de arbustos de *C. floribundus* na Serra do Japi. N = 31 agregados.

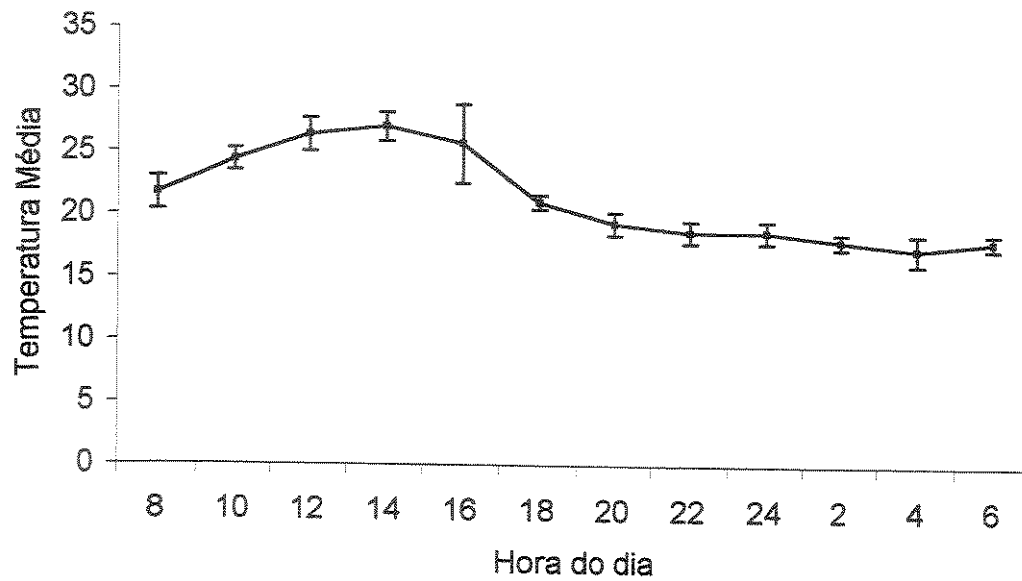


Figura 8 – Temperatura média e erro padrão durante os 3 censos de 24 horas realizados na Serra do Japi. A temperatura foi medida com o auxílio de um termômetro colocado sobre a vegetação da borda da mata.

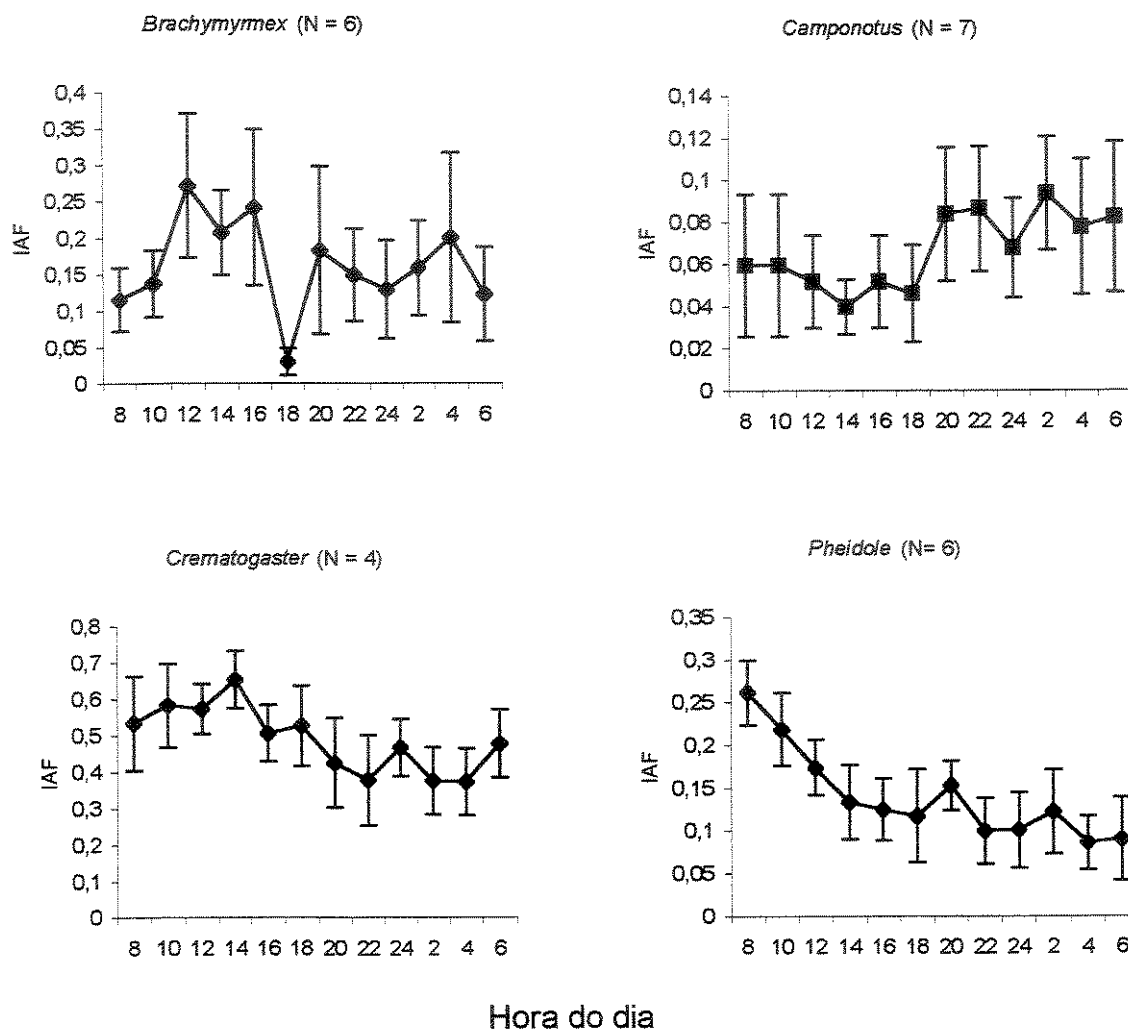


Figura 9 – Índice de atividade de formigas ao longo de 24 horas para os quatro gêneros mais comuns em agregados de ninfas de *A. aepim*. *Brachymyrmex* (2 spp.), *Camponotus* (5 spp.), *Crematogaster* (2 spp.) e *Pheidole* (2 spp.). Entre parênteses nas figuras está indicado o número de plantas onde os dados foram coletados.

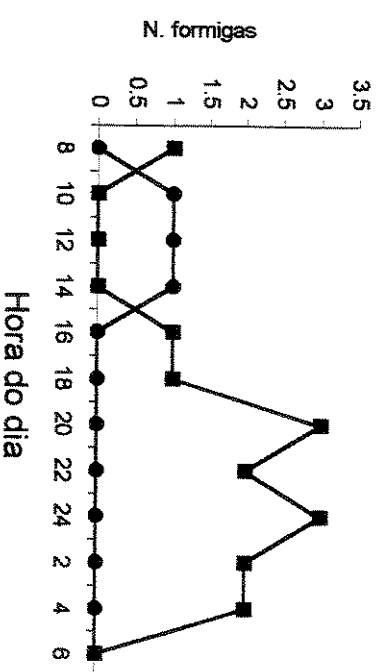
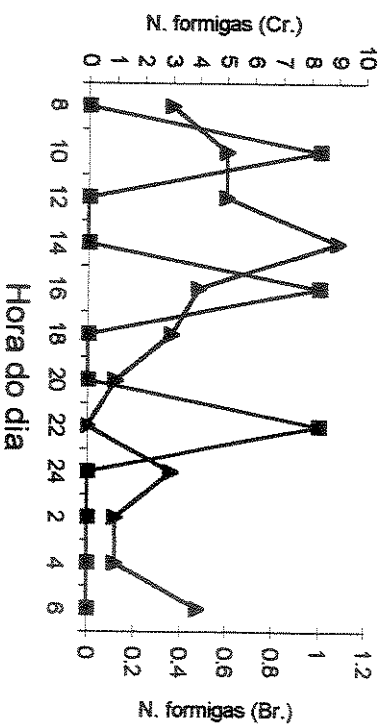
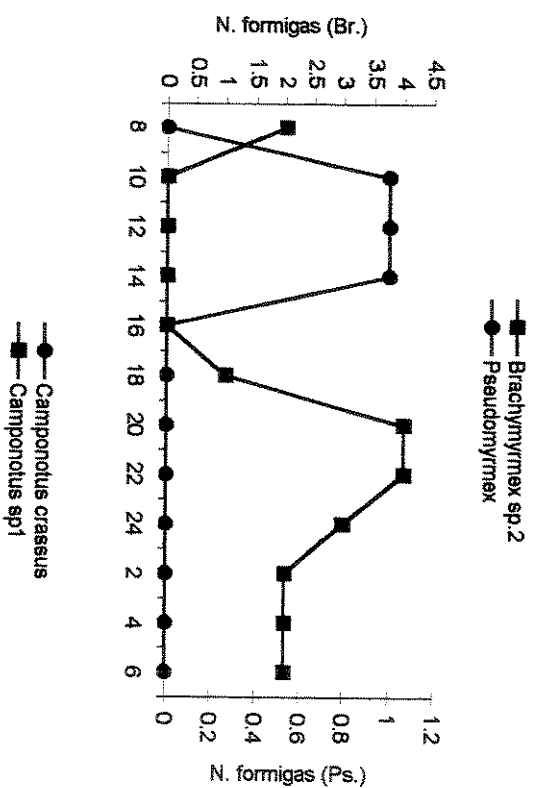
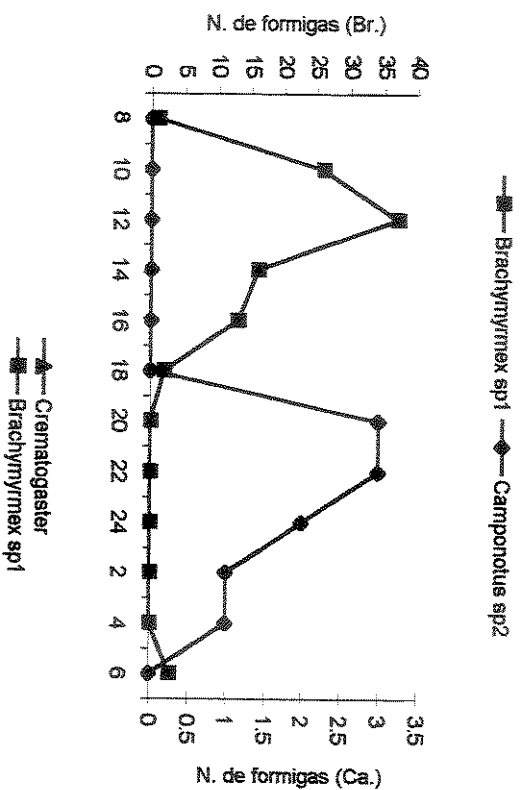


Figura 10 - Alternância de 2 espécies de formigas no mesmo agregado de ninhas de *A. aepim* em *C. floribundus* durante 24 horas. Formigas *Crematogaster* e *Brachymyrmex* são observadas compartilhando o mesmo agregado. Já outras espécies são mais agressivas como é o caso, por exemplo, de *Pseudomyrmex* que expulsa outras espécies e monopoliza o agregado. Há também o exemplo de espécie exclusivamente diurna, como *Camponotu crassus*.

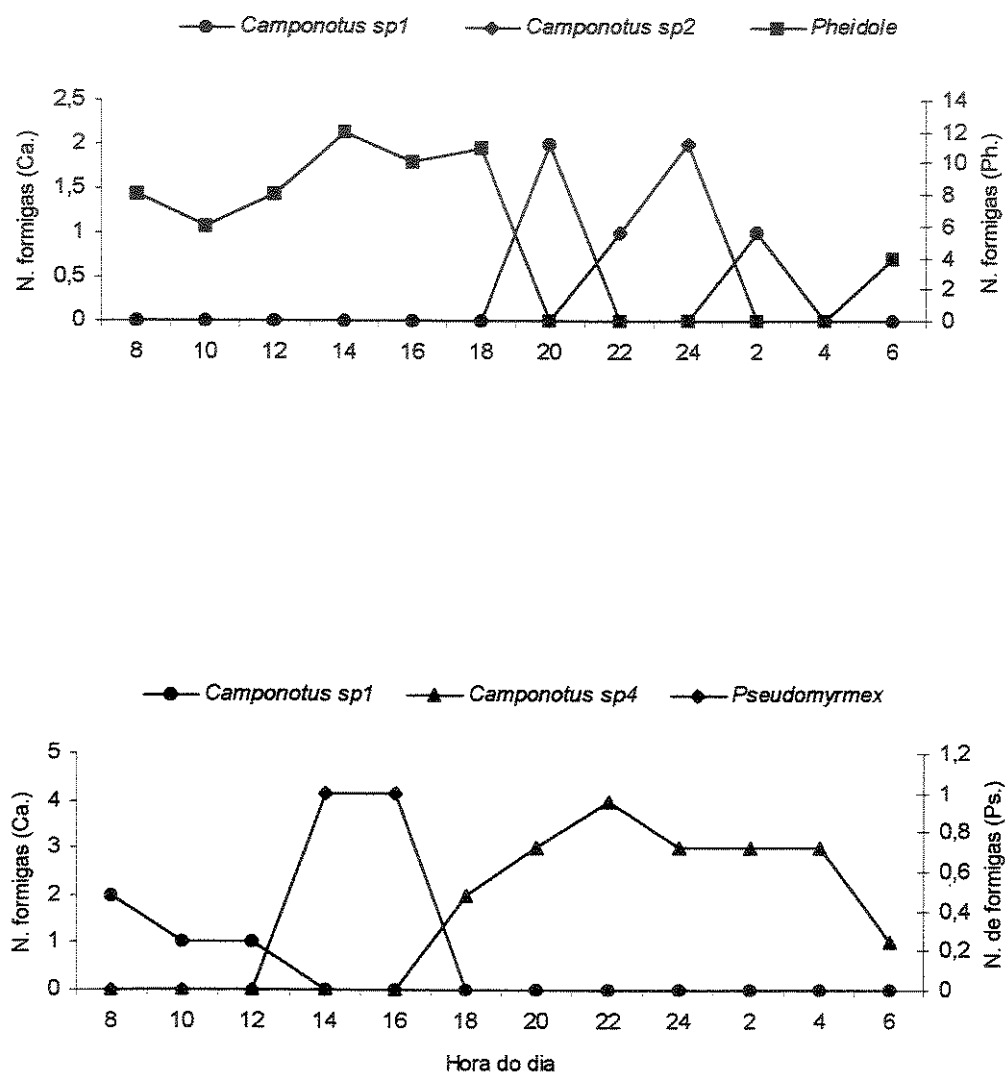


Figura 11 – Número de formigas por agregado de ninfas de *A. aepim* mostrando a alternância entre 3 espécies de formigas no mesmo agregado ao longo de 24 horas. Observações dos agregados foram feitas em arbustos de *C. floribundus* na Serra do Japi.

DISCUSSÃO

Presença de formigas em arbustos de *Croton floribundus*

Muitas espécies de *Croton* possuem nectários extraflorais (NEFs), sendo que na Malásia, por exemplo, 80% das espécies do gênero possuem tais estruturas (Fiala & Maschwitz 1991). Espécies de *Croton* que possuem NEFs podem ser visitadas freqüentemente por formigas (Freitas *et. al.* 2000), mas em alguns casos os NEFs são pouco atraentes para esses insetos (Fiala & Maschwitz 1991). Na Serra do Japi há quatro espécies de *Croton*, sendo que três delas possuem NEFs que são visitados por formigas. Em *C. floribundus* não há NEFs e a presença de formigas sobre arbustos está associada a ocorrência do aleirodídeo *Aleurothrixus aepim*. Portanto, enquanto as outras espécies de *Croton* podem atrair formigas independentemente da associação com homópteros, em *C. floribundus* a presença freqüente de formigas está condicionada a ocorrência de ninfas de *A. aepim*.

As variações na densidade de formigas sobre arbustos de *C. floribundus* podem ser explicadas pela variabilidade na densidade de ninfas do aleirodídeo nas plantas, assim como na temperatura ambiental. Os três patamares de densidade de formigas sobre as plantas encontrados nas inspeções realizadas durante 1998 podem ser explicados da seguinte maneira: no início do ano as temperaturas foram elevadas e havia alta densidade de ninfas resultando em altas densidades de formigas por folha; de maio a agosto, apesar das altas densidades de ninfas, as temperaturas foram bem menores, resultando em queda na densidade de

formigas; o terceiro patamar correspondeu à época de baixa densidade de ninfas, o que resultou numa baixa ocorrência de formigas sobre as plantas.

Rico-Gray e colaboradores estudaram a variação sazonal de formigas sobre plantas em regiões com clima semi-árido ou quente e úmido do México, demonstrando que a presença de formigas sobre as plantas depende de fatores como a densidade de homópteros, temperatura e umidade. A temperatura mínima foi o fator mais importante responsável pela variação sazonal nas interações entre plantas e formigas (Rico-Gray et. al. 1998a). Entretanto, a importância relativa dos fatores é variável geograficamente, sendo que em algumas áreas a abundância de formigas é maior na época fria e seca do ano (Cuautle et. al. 1999), e em outras na época quente e úmida (Rico-Gray et. al. 1998b). No presente caso, podemos afirmar que a presença de formigas sobre arbustos de *C. floribundus* depende de dois fatores: densidade de aleirodídeos sobre as plantas e temperatura do ambiente.

Alguns estudos sugerem que, apesar de formigas não serem dependentes de homópteros, os exsudatos desses sejam a principal fonte de alimento para formigas em ambientes áridos (Rico-Gray 1989, 1993). Na Serra do Japi, é possível que o exsudato de *A. aepim* represente uma fonte importante de alimento para as formigas no meio da estação chuvosa, pois há grande oferta desse alimento devido às altas densidades de *A. aepim* nas plantas.

Padrões de ocorrência dos homópteros

Embora o tamanho médio dos agregados de ninfas de *A. aepim* seja pequeno, em algumas ocasiões agregados muito grandes, ocupando toda a extensão das folhas, são também observados. Os agregados maiores são resultados da oviposição conjunta de várias fêmeas numa mesma folha. As densidades populacionais de outras espécies de aleirodídeos são freqüentemente muito superiores às detectadas aqui para *A. aepim*. Entretanto, os dados existentes na literatura são relativos à espécies que infestam plantas cultivadas onde a densidade desses insetos é geralmente maior (Byrne & Bellows 1991).

As populações de aleirodídeos são afetadas por fatores climáticos, como temperatura, vento, chuva e umidade relativa (Byrne & Bellows 1991). Na maioria das espécies de Aleyrodidae, os vários estágios de desenvolvimento concentram-se na face inferior das folhas (Simmons 1994, Chu *et. al.* 1995; mas ver Byrne & Bellows 1991) e esse comportamento pode dar maior proteção contra fatores climáticos adversos (Van Lenteren & Noldus 1990). Tanto os adultos quanto os estágios imaturos de *A. aepim* são encontrados na face inferior das folhas de *C. floribundus* e as variáveis climáticas analisadas não explicaram a variação na densidade de adultos e de ninfas, embora tenha havido um efeito significativo sobre as desovas.

Geralmente, a oviposição de aleirodídeos é influenciada pela temperatura (Enkegaard 1993, Skinner 1996), pela concentração de açúcares nas folhas (Skinner & Cohen 1994) e pela disponibilidade de água para as plantas (Mor & Marani 1984). Neste trabalho demonstrou-se que a densidade de desovas de *A.*

aepim em folhas de *C. floribundus* é influenciada pela precipitação, sendo maior no período mais seco. Todavia, apesar do grande número de desovas nessa época, não foram observadas altas densidades de ninfas e adultos nos meses subsequentes. Como as variáveis climáticas não afetaram as densidades desses estágios, sugere-se que fatores bióticos sejam responsáveis pela queda no número de adultos e ninfas após agosto. Entre esses fatores pode-se citar a qualidade das plantas e as interações com inimigos naturais. Na época seca na Serra do Japi há uma paralisação do crescimento e da emissão de folhas novas nas plantas (Morellato 1992), o que pode resultar numa menor disponibilidade de folhas apropriadas para oviposição e desenvolvimento das ninfas (veja abaixo). É possível também que o ataque por inimigos naturais apresente variação sazonal, como acontece para outros grupos de herbívoros na Serra do Japi (Brown 1992), podendo ainda ser influenciado pela atividade de formigas nos agregados de ninfas (e.g. Del-Claro & Oliveira 2000 e ver também Capítulo II).

Associação formiga-*Aleurothrixus aepim*

Associações entre formigas e homópteros são muito comuns e bem registradas na literatura (Buckley 1987), mas este trabalho é o primeiro a registrar a associação de formigas com uma espécie de aleirodídeo. Alguns fatores podem ser citados como responsáveis pela freqüente associação de formigas com *A. aepim* em arbustos de *C. floribundus*. As ninfas dessa espécie, como aliás da maioria dos aleirodídeos (e.g. Byrne & Bellows 1991), são sésseis e vivem em agregados na face inferior das folhas produzindo grandes quantidades de exsudatos. Como a pista para as formigas encontrarem os homópteros pode ser o

exsudato que cai no solo (Del-Claro & Oliveira 1996), é plausível sugerir que o posicionamento das ninfas no lado inferior das folhas aumenta a chance dos agregados serem encontrados pelas formigas, pois facilita a eliminação dos exsudatos que caem devido a gravidade (Van Lenteren & Noldus 1990). Além disso, a ocorrência de ninfas no lado superior aumentaria o acúmulo dos exsudatos, podendo aumentar sua mortalidade devido a infecção por fungos (ver Capítulo II). As folhas de *C. floribundus* podem permanecer por vários meses com agregados de ninfas do homóptero e os adultos emergidos em uma folha podem ovipositar na mesma folha e dar origem a novos agregados. Esse fato dá uma alta previsibilidade da oferta de alimento para as formigas, o que deve aumentar sua frequência de visitas às ninfas de *A. aepim*.

Distribuição dos agregados nas plantas

Diferentes partes das plantas variam em qualidade nutricional (Mattson 1980) e os homópteros freqüentemente agregam-se nas proximidades do meristema apical (Wood 1984, Del-Claro & Oliveira 1999). Aleirodídeos ocorrem somente em folhas e tendem a se concentrar nas folhas mais jovens das plantas. É possível que características físicas e químicas das folhas apicais estejam envolvidas nessa preferência (Ohnesorge *et. al.* 1980, Van Lenteren & Noldus 1990, Lynch & Simmons 1993). No presente estudo constatou-se que a maior proporção dos agregados de ninfas localiza-se nas folhas mais próximas do meristema apical.

Apesar das folhas mais jovens terem agregados maiores de ninfas, a distribuição das formigas nas plantas não foi concentrada próximo ao meristema

apical. O maior número de formigas foi observado nos agregados em posições intermediárias das plantas. Agregados maiores de ninfas produziram maiores quantidades de exsudatos (Yee *et. al.* 1996) e potencialmente atrairiam mais formigas (e.g. Bristow 1991b). De fato, nas análises conduzidas sobre o efeito do tamanho dos agregados sobre o número de formigas, observou-se que quanto maior o número de ninfas, maior foi o número de formigas. Por outro lado, é possível que os agregados na porção média das plantas contenham ninfas em estádios mais avançados (Ohnesorge *et. al.* 1980), que produzam exsudatos em maior quantidade ou com maior concentração de açúcares (Blua & Toscano 1994, Yee *et. al.* 1996). Sugere-se então que a distribuição das formigas na planta possa estar relacionada a dois fatores: o número de ninfas e seu estágio de desenvolvimento.

Padrão de atividade de formigas visitando os agregados de ninfas

As diferenças no padrão de forrageamento das formigas associam-se às diferentes faixas de tolerância das espécies a fatores como a temperatura e a umidade (Levings 1983, Torres 1984, Oliveira *et. al.* 1999). Portanto, o padrão de atividade ao longo de 24 horas deve ser influenciado pelo padrão individual das espécies que visitam os homópteros. Em geral, a variação na atividade das formigas sobre agregados de *A. aepim* foi pequena. Dois fatores podem explicar esse resultado. Primeiro, a produção de exsudato pelas ninfas de *A. aepim*, apesar não avaliada neste estudo, é aparentemente contínua como em outras espécies (Yee *et. al.* 1996), reduzindo a necessidade de deslocamento das

formigas para outras fontes de alimento. Segundo, houve uma variação pequena da temperatura ao longo dos dias em que foram realizadas as observações.

A atividade das formigas que visitam agregados do membracídeo *Guayaquila xiphias*, em vegetação de cerrado, cresce ao longo do dia e atinge maiores níveis no período noturno (Del-Claro & Oliveira 1999). Nesse caso, um grande número de agregados é visitado por espécies que têm maior atividade noturna, como é o caso de *Camponotus renggeri*. Já os grupos de espécies mais freqüentes e que recrutam operárias em maior número para agregados de ninfas de *A. aepim*, como *Brachymyrmex*, *Crematogaster* e *Pheidole* (52% dos agregados observados ao longo de 24 h), são ativos tanto de dia como à noite. Por outro lado, as temperaturas em áreas de cerrado são muito mais elevadas durante o dia do que na Serra do Japi e isso pode ter limitado o forrageamento das formigas no período diurno. Além disso as temperaturas mais elevadas e umidade relativa mais baixa poderiam acelerar os processos de evaporação e limitar a utilização dos exsudatos dos homópteros pelas formigas, o que explicaria assim a diferença entre os dois ambientes.

Interações formiga-Aleyrodidae: Perspectivas de estudos futuros

A associação de *A. aepim* com formigas ocorre freqüentemente em *C. floribundus* em área de mata, mas resta saber se a associação é também freqüente para outras espécies de aleirodídeos. Considerando-se que em ambientes tropicais existe grande diversidade e abundância de formigas (Hölldobler & Wilson 1990), pode se esperar que associações entre formigas e

aleirodídeos sejam comuns. Devido a importância do grupo em ambientes tropicais é importante investigar a frequência da associação com formigas para tecer comparações com os afídeos em ambientes temperados, o que poderia dar suporte à idéia de que esses insetos exercem o mesmo papel ecológico (Byrne & Bellows 1991).

Os aleirodídeos têm despertado grande preocupação no meio científico devido aos prejuízos econômicos causados por algumas espécies em plantas cultivadas (Gerling 1990). O fato da interação de *A. aepim* com formigas ser bastante freqüente em ambiente natural e ter grande efeito sobre a sobrevivência das ninfas (ver Capítulo II) indica uma clara necessidade de que essas associações com formigas sejam melhor estudadas para fins de manejo de espécies pragas em agroecossistemas. Além disso, a presença de formigas sobre plantas infestadas por aleirodídeos pode também afetar a sobrevivência de outros insetos herbívoros (Messina 1981, ver Capítulo III) e ser importante para a estrutura da comunidade de insetos sobre essas plantas.

CAPÍTULO II

Tending Ants Protect Honeydew-Producing Whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae)

PUBLICADO EM: Environmental Entomology 30(2): 295-297. 2001

INTRODUCTION

Ants associate frequently with honeydew-producing homopterans on plant foliage and these associations are often regarded as mutualistic because the continuous collection of the energy-rich honeydew by tending ants can confer a range of benefits to homopterans (Way 1963). The tending activities may extend for 24 hours (Del-Claro & Oliveira 1999), and in most cases protection against external predators and parasitoids is the main benefit afforded by ants (Buckley 1987a, b). However, the magnitude of the mutual benefits between ants and homopterans is strongly dependent upon the ecological settings in which they occur (Cushman & Addicott 1991, Cushman & Whitham 1989, 1991, Del-Claro & Oliveira 2000).

The presence of honeydew-gathering ants not only affects the behavior of the homopteran's natural enemies, but also excludes them from the host plant (Vinson & Scarborough 1991). In some cases the removal of honeydew reduces physical fouling and the incidence of sooty mold at homopteran groups (Buckley 1987a, b). Demonstration of such beneficial associations has been described primarily for aphid, scale, and treehopper species (Buckley 1987a, b, and included references). To date no such demonstration exists for ant-whitefly interactions.

Most data on ant-homopteran associations come from temperate regions, and only more recently have these interactions been studied in the Neotropics (Wood 1984, Dansa & Rocha 1992, Del-Claro & Oliveira 1999, 2000). Indeed, most information concerning whitefly species is largely related with agricultural damage,

and studies are often restricted to management aspects of a few pest species (see Gerling 1990). In this study we investigated the association between ants and the whitefly *Aleurothrixus aepim* Goeldi in a tropical forest in Southeast Brazil. This is the main whitefly species infesting cassava in Brazil (see Bellotti *et. al.* 1999), and in natural forests it is associated with another euphorbiaceous species, *Croton floribundus* Spreng. We used field observations and a controlled ant-exclusion experiment to test the hypothesis that ant protection enhances survival in whitefly groups under natural conditions.

METHODS

Field work was undertaken along trails at the border of a semideciduous forest at the Serra do Japi Reserve (23°16' S, 47°00'W), near Jundiaí, SE Brazil. *Croton floribundus* is an abundant species in the study area that frequently supports groups of *A. aepim* on the underside of leaves. We used an ant-exclusion experiment to investigate how ant-tending affects whitefly survival on *C. floribundus* shrubs. Ants were excluded from treatment plants by applying a sticky barrier of Tanglefoot® (Tanglefoot Co. Grand Rapids, MI, USA) to the trunk base. Neighboring foliage providing aerial access of ants to treated plants (n = 34) were pruned regularly. Ants had free access to control plants (n = 51). During a 75-day period, ant-tended (n = 75) and ant-excluded (n = 52) groups of *A. aepim* were regularly (3-4 days) checked for nymphal hatching and adult emergence, and for the occurrence of sooty mold, parasitoids and predators. Natural enemies were censused during a 2-min inspection of each host plants. We checked ant presence

and associated species at control *A. aepim* groups at intervals of 3-4 days, totalling 17 censuses per plant during the 75-day experiment. Ant-tending was considered low if ants occurred less than or equal to the median ant visitation rate in the censuses (≤ 5 records in 17 censuses), or high if ant records were greater than the median (> 5 records). There were no other sugar sources on *C. floribundus* such as extrafloral nectar or honeydew from other homopterans. At the end of the experimental manipulation the emergence rate of adult whiteflies was recorded by counting the number of T-shaped exuviae under a stereomicroscope. Voucher specimens of whiteflies are deposited at the British Museum (Natural History), and of ants at the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (Brazil).

RESULTS

Ants visited 79% of the control groups during the 75-day experiment, and honeydew-gathering by ants persisted on a round-the-clock basis. We recorded 12 ant species: *Brachymyrmex* (2 species), *Camponotus* (3 species), *Solenopsis* (2 species), *Crematogaster*, *Pheidole*, *Procryptocerus*, *Pseudomyrmex*, and *Pachycondyla* (1 species each). Whiteflies were tended most frequently by *Brachymyrmex* ants, which were recorded on 29% of the ant-tended groups.

The ant-exclusion experiment unequivocally demonstrates a positive impact of tending ants on whitefly survival (Fig. 1). Despite equal initial numbers of immature nymphs, after 75 days the emergence rate of adult whiteflies was significantly greater at ant-tended whitefly nymphs than at ant-excluded ones (Fig. 1A). In the absence of ants the accumulated honeydew rapidly covered the whiteflies and

promoted infection by fungi (*Cladosporium*). Although sooty mold occurred on some ant-tended whitefly groups, complete fungal infection due to honeydew build-up was three times more frequent at ant-excluded (39%) than at ant-tended groups (13%) ($P < 0.01$, χ^2 test). Moreover, despite equal initial numbers of nymphs in groups with different levels (low or high) of ant-tending, adult emergence was significantly greater at groups with high rates of ant visitation (Fig. 1B).

During the censuses of natural enemies, *Encarsia* parasitoid wasps (Aphelinidae) were seen at least once on 40% of the ant-excluded whitefly groups versus 24% of the control groups ($P < 0.05$, χ^2 test). Field observations revealed that tending ants disturbed the approaching *Encarsia* species, keeping them away from the whiteflies. Ant attendance, however, had no effect on the occurrence of predators at whitefly groups. Predatory dipteran (Syrphidae) and beetle (Coccinellidae) larvae were recorded at equal rates in either experimental group ($P > 0.20$, χ^2 test). Only syrphids were seen feeding on the whiteflies.

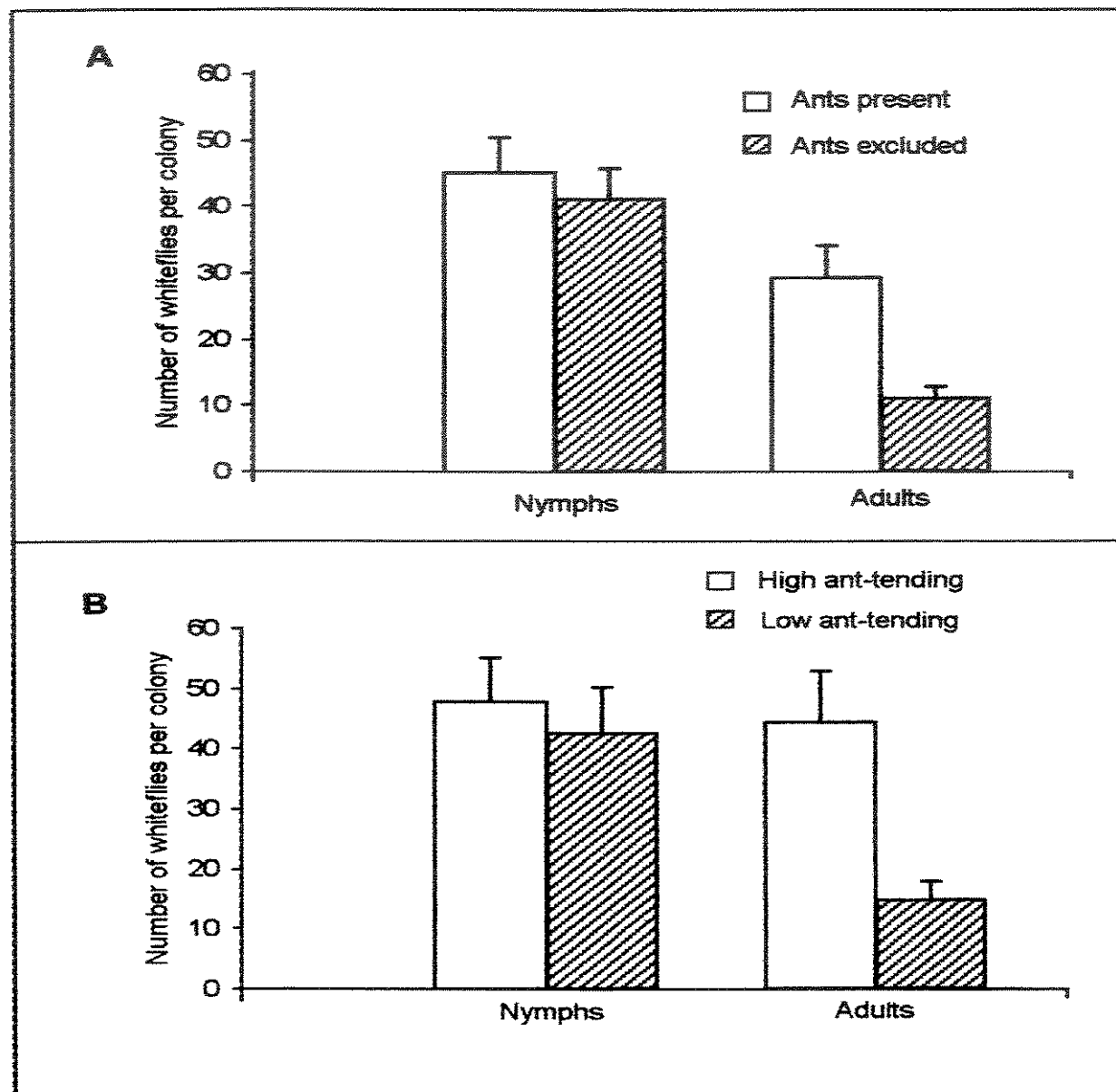


Fig. 1. (A) Mean number (+ 1 SE) of *A. aepim* whiteflies through time in the presence ($n = 75$ groups) and absence ($n = 52$) of tending ants ($U = 2613.5$, $df = 1$, $P = 0.001$). **(B)** Mean number (+ 1 SE) of *A. aepim* whiteflies through time under high ($n = 37$ groups) and low ($n = 38$) levels of ant-tending ($U = 379.5$, $df = 1$, $P = 0.001$).

DISCUSSION

This is the first experimental study to demonstrate ant-derived protection in honeydew-producing whiteflies. Our field experiments suggest that honeydew removal by tending ants reduces fungal infection at *A. aepim* colonies, and increases the emergence rate of adult whiteflies. Mortality by entomopathogenic *Cladosporium* has also been reported for *A. aepim* infesting cassava cultures in Brazil (Bellotti *et. al.* 1999). Although the infection process by entomopathogenic fungi has been described for several insect species, studies on differential mortality of whiteflies by fungal infection are scarce (Fransen 1990). In contrast to treehoppers, which can inhibit fungal proliferation in the absence of ants through honeydew flicking (Del-Claro & Oliveira 1996), whiteflies are unable to flick away their sugary secretions and suffer increased mortality from fungal attack if unattended by ants. Previous studies have reported the same kind of benefit to scales from ant-tending (see Buckley 1987b). It is possible that *A. aepim*'s feeding location on the underside of leaves increases the probability that ground-dwelling ants climb onto the host plant and tend the whiteflies, as demonstrated for honeydew-flicking treehoppers (Del-Claro & Oliveira 1996).

The field experiments also showed that the mutualism between ants and *A. aepim* is conditional (Bronstein 1994). Ant-derived benefits to homopterans are greater at high visitation rates by tending ants, because the main service provided by the latter is the continual removal of honeydew. Although we did not detect protection from ants against predators, the frequency of both syrphid and coccinellid larvae at *A. aepim* groups was very low (8.6%). Indeed, Cushman & Whitham (1989) demonstrated that when natural enemies are absent or in low

abundance, tending ants have no beneficial effect on treehopper groups. Ants, however, appeared to disturb parasitoids at nymph groups, and *A. aepim* may benefit from protection against these natural enemies, as demonstrated for other ant-tended homopterans (Vinson & Scarborough 1991, Del-Claro & Oliveira 2000).

Although many studies on whiteflies have already been published, it is surprising that ant-whitefly interactions have been neglected until now. One possible reason is that most information concerning whiteflies is usually linked with economically important species, focusing mainly on *Bemisia* species and the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Byrne & Bellows 1991). Future studies should evaluate the frequency of ant-tending in whiteflies, both in natural and agricultural systems. It is possible that entomologists have neglected this kind of interaction because the management of pest species is largely based on chemical control (see Dowell 1990).

Our data demonstrated that tending ants reduce both fungal infection and parasitoid occurrence at nymph groups, and enhance whitefly survival. Therefore ants may negatively affect plants because whiteflies extract large quantities of phloem sap and excrete honeydew that promote fungal growth, which leads to decreased photosynthetic rate and leaf abscission (see Gerling 1990). However, tending ants may also benefit the plant by eliminating other herbivores (Messina 1981). Additional controlled field experiments are needed to separate the effects of each individual species in ant-whitefly-plant associations, and to better understand the ecological role of ants on plants infested by whiteflies.

CAPÍTULO III

Efeitos da associação formiga-Aleyrodidae na sobrevivência de imaturos de *Anaea* (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae) e na taxa de herbivoria em *Croton floribundus*

INTRODUÇÃO

Todas as estruturas vegetativas e reprodutivas das plantas são exploradas como alimento por espécies de herbívoros com diferentes hábitos alimentares (Strong *et. al.* 1984, Coley & Barone 1996) e, nos trópicos, a maior parte da herbivoria é causada por insetos (Coley & Barone 1996). A herbivoria tem um impacto muito grande sobre as plantas, pois reduz a área fotossinteticamente ativa, aumenta a infecção por patógenos e a abscisão prematura das folhas (Bentley *et. al.* 1980, Thresh 1981, Stiling & Simberloff 1989), o que resulta em menor crescimento e reprodução dos indivíduos e afeta negativamente sua habilidade competitiva (Coley & Barone 1996).

Embora os efeitos da herbivoria por insetos sejam grandes, as comunidades terrestres continuam sendo dominadas por plantas e essa observação levou a formulação de várias hipóteses para resolver o aparente paradoxo (Denno & McClure 1983). Hairston *et. al.* (1960) sugeriram que organismos carnívoros manteriam as populações de herbívoros em níveis cujos os efeitos negativos para as plantas seriam mínimos. Price *et. al.* (1980) exploraram as características das interações de três níveis tróficos e concluíram que os inimigos naturais deveriam ser considerados como parte da bateria de defesa anti-herbivoria das plantas. Por outro lado, as plantas possuem uma série de defesas morfológicas e químicas que limitam o aproveitamento de seus tecidos pelos insetos (Feeny 1976, Rhoades & Cates 1976, Coley 1983, Price 1984). Em resposta ao ataque de herbívoros, as plantas aumentam a produção dos compostos químicos de defesa que pode levar a uma redução na taxa de ingestão ou aproveitamento de tecidos vegetais pelos insetos (Karban & Myers 1989). Há também uma relação entre a ação dos inimigos naturais e as defesas químicas pois os compostos químicos voláteis liberados

pelas plantas podem ser utilizados por inimigos naturais para localizarem suas presas herbívoras (Faeth 1990, Agrawal & Rutter 1998).

De modo geral os inimigos naturais são os principais causadores de mortalidade em insetos herbívoros e o hábito alimentar desses é uma característica importante que influencia os padrões de sobrevivência (Cornell & Hawkins 1995). Os herbívoros endófagos estão relativamente bem protegidos de fatores abióticos estressantes, bem como de inimigos naturais (Hedges & Lawton 1985, Cornell 1990). Já os ectófagos estão mais expostos, porém possuem maior mobilidade e um repertório comportamental mais diverso que facilita o escape do ataque dos inimigos (Heinrich 1979, Gross 1993, Freitas & Oliveira 1992, Dyer 1995). Além disso, as espécies ectófagas são, em média, maiores e mais fecundas do que as endófagas (Cornell & Hawkins 1995). Essas diferenças de hábito alimentar resultam em trajetórias contrastantes de sobrevivência entre os insetos herbívoros, sendo que a curva para espécies endófagas é do tipo convexa, com menor mortalidade nos estágios iniciais, e para ectófagos é do tipo côncava, com grande mortalidade nos estágios iniciais (Price 1984, Cornell & Hawkins 1995).

Os inimigos naturais de insetos herbívoros são principalmente outros insetos, como parasitóides e predadores. Os parasitóides são mais específicos para o tipo de presa do que os predadores, pois seu ciclo de vida está intimamente associado ao de seu hospedeiro (Godfray 1994). Já os predadores de insetos herbívoros são mais generalistas e taxonomicamente mais diversos, incluindo desde invertebrados, como formigas, vespas e aranhas, até vertebrados como pássaros, répteis e mamíferos (e.g. Salazar & Whitman 2001). A importância de predadores e parasitóides em causar mortalidade de insetos herbívoros pode variar entre diferentes ambientes e, como padrão

geral, sugere-se que os parasitóides sejam mais importantes em ambientes temperados e os predadores em ambientes tropicais (Dobzhansky 1950, Hawkins *et. al.* 1997).

Interações entre formigas e insetos herbívoros

Entre os predadores de insetos herbívoros, as formigas exercem um papel importante em comunidades tropicais devido a sua grande abundância e diversidade (Jeanne 1979, Hölldobler & Wilson 1990). A presença de formigas sobre as plantas é intensificada pela existência de fontes renováveis de alimento, como os exudatos de plantas e de insetos herbívoros, ou de locais para estabelecerem seus ninhos (Janzen, 1966, Bentley 1977, Buckley 1987, Oliveira *et. al.* 2001). Com poucas exceções, as formigas possuem hábitos alimentares generalistas e ao moverem-se sobre as plantas podem capturar uma grande variedade de presas, incluindo insetos e outros invertebrados (Hölldobler & Wilson 1990).

Para avaliar os efeitos de formigas sobre insetos herbívoros é comum se utilizar de experimentos de exclusão de formigas (Schmitz *et. al.* 2000). Quando nidificam no interior de estruturas vegetativas, as formigas podem preda insetos herbívoros e reduzir as taxas de herbivoria nas plantas (Letourneau & Dyer 1998, Dyer & Letourneau, 1999). Formigas visitando plantas com nectários extraflorais podem remover insetos herbívoros e/ou inibir sua ação sobre as plantas (Bentley 1977 a,b ; Koptur 1979, 1984 ; Schemske 1980, Tilman 1978, Smiley 1985, 1986, Oliveira *et. al.* 1999; mas veja Heads & Lawton 1984, O'Dowd & Catchpole 1985). Em associações com homópteros, as formigas podem ter efeitos negativos sobre outros herbívoros e resultar num benefício para as

plantas (Messina 1981). Há casos ainda em que as formigas associadas a homópteros podem afugentar os inimigos naturais de outros herbívoros e assim prejudicar indiretamente as plantas (Fritz 1983). Devido a essa diversidade de interações, as formigas podem ser consideradas como organismos que exercem um papel importante na estrutura da comunidade de insetos herbívoros, constituindo-se numa força seletiva que molda a utilização de plantas hospedeiras (Bernays & Cornelius 1989, Woodman & Price 1992, Dyer 1995).

Entre os insetos herbívoros que podem ser atacados por formigas estão os imaturos de lepidópteros (e.g. Bernays & Cornelius 1989). Entretanto, esse não é o único tipo de interação possível entre formigas e lepidópteros pois as formigas podem coletar exsudatos produzidos por larvas de espécies de *Lycaenidae* e *Riodinidae*, com efeitos benéficos sobre as borboletas (e.g. DeVries 1994). O processo de oviposição em borboletas é importante para a sobrevivência da progênie (Gilbert & Singer 1975), pois pode envolver, entre outros fatores, a utilização de plantas hospedeiras que são freqüentemente visitadas por formigas (Freitas & Oliveira 1992). Nesse caso, as fêmeas de borboletas podem localizar visualmente esses predadores e evitar colocar seus ovos nessas plantas (Freitas & Oliveira 1996). Por outro lado, as larvas de lepidópteros apresentam vários tipos de defesas que podem ser efetivas contra o ataque de predadores (Bernays & Cornelius 1989, Gross 1993). Esconder-se entre folhas aderidas por fios de seda (Heads & Lawton 1985, Koptur & Lawton 1988), ou construir pequenos refúgios com seda e fezes, onde as pequenas larvas ficam suspensas (Freitas & Oliveira 1992), são comportamentos que reduzem o contato de formigas predadoras com as larvas. Embora os lepidópteros possam utilizar-se de tais defesas, alguns trabalhos

envolvendo plantas com nectários extraflorais visitados por formigas demonstraram efeitos significativos desses predadores sobre a sobrevivência das larvas (Tilman 1978, Smiley 1985, 1986).

Borboletas especialistas em *Croton*

Freqüentemente as espécies de borboletas associam-se a plantas hospedeiras de um mesmo táxon e a guilda encontrada utilizando uma determinada planta é composta por espécies aparentadas (Gilbert & Singer 1975). Várias espécies de borboletas da tribo *Anaeini* (Nymphalidae: Charaxinae) estão associadas a espécies de *Croton*, sendo o gênero *Anaea* o representante com maior número de espécies, 12 no total (Ackery 1988). Vários outros estudos de biologia e ecologia de espécies de *Anaea* registraram essa associação para locais da América Central e do Sul (Muyshondt 1974, 1975; DeVries 1987, Riley 1989; Caldas 1991, 1992).

As fêmeas de *Anaea* depositam ovos isolados na superfície inferior das folhas de *Croton* (Muyshont 1975, Caldas 1994). Após a eclosão do ovo, a larva caminha para a margem da folha e faz um refúgio, construído com seda e fezes, que se parece com um prolongamento da veia foliar, onde permanece imóvel por boa parte do tempo (Muyshondt 1974). Após entrar no quarto estágio, a larva começa a construir um abrigo tubular, enrolando a folha a partir de uma das margens e fixando as bordas com seda, onde se refugia (Muyshondt 1974, 1975, Caldas 1994). No final do quinto estágio, as larvas abandonam a planta para empuparem em local desconhecido, sendo que o tempo de desenvolvimento dos imaturos sobre a planta hospedeira leva em média 2 meses (Caldas 1994) (ver Prancha II).

Os inimigos naturais dos estágios imaturos de *Anaea* não são muito diversos. Os ovos podem ser predados por formigas (Caldas 1994) ou parasitados por *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (Muyshondt 1974, 1975, Caldas 1992, 1995). As larvas podem ser parasitadas por taquinídeos (Muyshondt 1974, 1975) ou himenópteros (Caldas 1995). Inimigos naturais e fatores abióticos como chuva foram identificados em algumas populações como os principais responsáveis pela mortalidade de imaturos de *Anaea*, sendo os efeitos maiores sobre os estágios iniciais – ovos e larvas de primeiro instar (Caldas 1992, 1995).

Na Serra do Japi há registro da ocorrência de quatro espécies de *Anaea*, sendo três associadas a *Croton* (Brown 1992). Durante o período deste estudo os imaturos das quatro espécies de *Anaea* foram registrados sobre folhas de *Croton*. Ovos e larvas de *A. ryphea* e *A. otrere* são comuns em folhas de arbustos de *C. floribundus*. É difícil separar no campo as espécies de *Anaea* pelos ovos ou larvas de estádios iniciais, pois quase não há diferenças no aspecto e comportamento dos imaturos dessas espécies.

Embora haja registros de interações de formigas com esses lepidópteros (Caldas 1995), nenhum trabalho avaliou experimentalmente os efeitos das formigas sobre a sobrevivência dos imaturos de *Anaea* e o impacto das larvas sobre as plantas.

Objetivos do estudo

Diversas espécies de formigas são encontradas sobre *C. floribundus*, onde visitam agregados de ninfas de *Aleurothrixus aepim*, para a coleta de exudatos (ver Capítulos I e II). Os objetivos deste estudo foram avaliar se as formigas associadas a *A. aepim* afetam as borboletas *Anaea* e o impacto das larvas sobre as plantas. Com esses objetivos, analisou-se a sobreposição temporal e espacial na infestação pelas borboletas e a ocorrência de formigas associadas aos aleirodídeos; mediu-se os efeitos das formigas sobre a sobrevivência de imaturos de *Anaea* e nas taxas de herbivoria em folhas de *C. floribundus*.

MÉTODOS

a) Abundância e ocorrência sazonal dos imaturos de *Anaea*

A ocorrência e abundância de imaturos de *Anaea* em folhas de *C. floribundus* e a análise de sobreposição com a ocupação das plantas por formigas foi analisada amostrando-se mensalmente 80 diferentes arbustos de *C. floribundus*, de até 2 m de altura, durante um ano. As plantas foram amostradas na Serra do Japi ao longo das margens de duas trilhas, cada uma com 500 m. Para cada planta amostrada registrou-se o número de folhas, ovos e larvas de *Anaea* e formigas. A distância mínima entre as plantas inspecionadas foi de cinco metros.

Além das amostragens mensais de ovos e larvas de *Anaea*, realizou-se uma amostragem estratificada nas folhas de plantas jovens e adultas de *C. floribundus*. As plantas jovens foram classificadas em duas categorias: Jovem I para as plantas com até

1 m de altura; Jovem II para plantas acima de 1 m até 3 m altura. As amostras de folhas em adultos de *C. floribundus* foram coletadas entre 3 m e 5 m de altura com o auxílio de um cabo de poda com 3 metros de comprimento. As amostragens foram realizadas em quatro diferentes pontos de coleta na Serra do Japi, com distância aproximada de 4 Km entre eles. Os ovos e larvas de *Anaea* coletados nos campo foram criados em laboratório para analisar o ataque por parasitóides.

b) Efeitos de formigas na sobrevivência de *Anaea* e na taxa de herbivoria em folhas de *Croton floribundus*

Arbustos de *C. floribundus* contendo desovas recentes de *Aleurothrixus aepim* foram marcados no final de março/1998. No início de abril, após duas semanas de haver marcado as plantas com as desovas, a maioria dos indivíduos já tinha agregados de ninfas do aleirodídeo. Todas as folhas foram inspecionadas e todos os ovos e larvas de *Anaea* spp. foram retirados dessas plantas. As três primeiras folhas abertas de cada planta foram marcadas com um pequeno cordão de algodão. O contorno dessas folhas foi desenhado em plástico transparente.

Para impedir o acesso de formigas às folhas foi utilizado o adesivo tanglefoot® fazendo uma barreira de 5 cm no ramo principal de um conjunto de plantas sorteadas (N = 20 plantas). Um conjunto maior de plantas recebeu uma pequena pincelada de tanglefoot, que não impedia que as formigas tivessem acesso às folhas (N = 40 plantas). Esse procedimento foi adotado para controlar possíveis efeitos do tanglefoot nas plantas e insetos. A utilização de um maior número de plantas como controle foi adotado pois nem todas as agregações de *A. aepim* recebem a visita de formigas (ver Capítulo I).

As plantas tratamento e controle estavam padronizadas para altura e número total de folhas. Todos os ovos de *Anaea* postos após o isolamento foram marcados com uma caneta e a posição das folhas em que se encontravam foi registrada. A cada 5 dias as plantas foram inspecionadas, verificando-se a eficácia do tanglefoot em impedir o acesso de formigas, podando-se ramos vizinhos que poderiam permitir o acesso das formigas às folhas e observando-se o desenvolvimento dos imaturos e sua sobrevivência. O número de formigas presente nas plantas "controle" era também contado.

A sobrevivência dos ovos e larvas foi acompanhada até o final do mês de junho, quando as larvas provenientes de ovos postos nos primeiros 30 dias do experimento, já tinham atingindo o último estágio. A cada inspeção, os ovos marcados e as larvas que não foram re-encontrados foram considerados como desaparecidos e os ovos marcados que se tornaram escuros foram considerados como parasitados.

Ao final do experimento, 90 dias após o início, foi novamente desenhado o contorno das folhas previamente marcadas para verificar a área removida por herbívoros. No laboratório calculou-se a taxa de herbivoria para cada planta dos grupos experimentais.

A análise dos dados

Para verificar se as formigas tiveram influência sobre a oviposição de borboletas *Anaea* nas plantas experimentais, comparou-se através de um Teste t o número de ovos encontrados nas folhas entre plantas com formigas e plantas sem formigas. A taxa de mortalidade total dos ovos em plantas com e sem formigas foi comparada com análise de variância não-paramétrica através do Teste de Mann-Whitney. A porcentagem de ovos

desaparecidos ou parasitados nas plantas com e sem formigas foi também comparada pelo Teste de Mann-Whitney. Em todas as comparações envolvendo dados em proporções foi efetuada a transformação da raiz quadrada dessas proporções para o arcoseno.

A relação entre o número de ovos encontrados nas plantas e o total de larvas provenientes desses ovos foi investigada utilizando-se análise de regressão em separado para o conjunto de plantas com formigas e sem formigas. Também utilizou-se análise de regressão para a relação entre o número de formigas nas plantas, no período de exposição dos ovos aos ataques, e a taxa de ovos desaparecidos nas plantas não isoladas de formigas. Portanto, na análise da coorte de abril o número de formigas foi calculado somando-se o total de formigas em cada planta ao longo das inspeções nos primeiros 30 dias experimentais, que foi o período em que a coorte de ovos avaliada esteve exposta à predação por formigas.

Para análise das curvas de sobrevivência dos imaturos da coorte de Abril, em plantas isoladas ou não de formigas, utilizou-se o método estatístico de Peto & Peto (Pike & Thompson 1986). O método de Peto & Peto leva em conta a mortalidade observada em cada estágio de vida para cada tratamento. Após calcular a mortalidade observada para cada estágio (ovo e estádios larvais), calcula-se a mortalidade esperada para cada estágio em cada tratamento. A mortalidade esperada é calculada a partir da mortalidade total nos dois tratamentos multiplicada pela proporção de indivíduos avaliados em cada tratamento. A soma da mortalidade de cada estágio observada e esperada será utilizada na fórmula para o cálculo de LR que será então comparado ao valor do Qui-quadrado tabelado.

Seja:

D_i = soma da mortalidade observada em cada estágio no tratamento i

E_i = soma da mortalidade esperada em cada estágio no tratamento i

$$LR = [(D_1 - E_1)^2 / E_1] + [(D_2 - E_2)^2 / E_2]$$

Então se $LR > \chi^2_{(1, 0.05)}$ rejeita-se H_0 (de que não há diferenças entre as curvas de sobrevivência dos insetos nos dois tratamentos).

Se $LR \leq \chi^2_{(1, 0.05)}$ aceita-se H_0 .

Na análise das taxas de herbivoria, a porcentagem de área foliar removida em cada planta foi obtida somando-se as áreas removidas em cada folha. Primeiramente comparou-se a taxa de herbivoria entre plantas com e sem formigas através de um Teste t. Após essa primeira análise, as plantas não isoladas de formigas foram classificadas em plantas com poucas ou com muitas formigas. Para essa classificação utilizou-se a mediana dos dados referente ao número total de formigas observado nas plantas ao longo do experimento. Plantas com o número de formigas igual ou menor do que a mediana dos dados foram classificadas como plantas com poucas formigas e aquelas com número superior a mediana como plantas com muitas formigas. Novamente utilizou-se um Teste t para verificar se havia diferença nas taxas de herbivoria entre esses dois grupos.

Os dados analisados de sobrevivência de imaturos de *Anaea* referem-se a coorte de Abril. Entretanto a taxa de herbivoria medida é referente a todo o período experimental

(90 dias). Para se avaliar se os ovos e larvas de *Anaea* provenientes da coorte de Maio, cuja sobrevivência não foi analisada, teriam influenciado as taxas de herbivoria medidas no final do experimento utilizaram-se análises de regressão em separado para o conjunto de plantas isoladas e não isoladas de formigas. Nessas análises o número de ovos ou de larvas foi considerado como a variável independente e a taxa de herbivoria como a variável dependente.

RESULTADOS

Ocorrência de imaturos de *Anaea* e sobreposição com formigas

A ocorrência de imaturos de *Anaea* ao longo do ano indica uma marcante sazonalidade desses desfolhadores. O padrão é uma maior abundância nos primeiros seis meses, com um pico em abril-maio e uma redução a partir de julho (Figura 1). As amostras de folhas coletadas em plantas de *C. floribundus* com diferentes idades revelaram que a abundância de ovos e larvas de *Anaea* foi maior em plantas jovens do que em indivíduos adultos (Figura 2).

A maior proporção de plantas com imaturos de *Anaea* ocorreu nos meses de maior ocupação das plantas por formigas (Figura 3 A). O mês de abril foi o período em que se constatou o maior número de plantas com imaturos de *Anaea* e formigas. Nesse mês, 20 plantas, das 80 amostradas, tinham imaturos das borboletas e formigas (Figura 3 B).

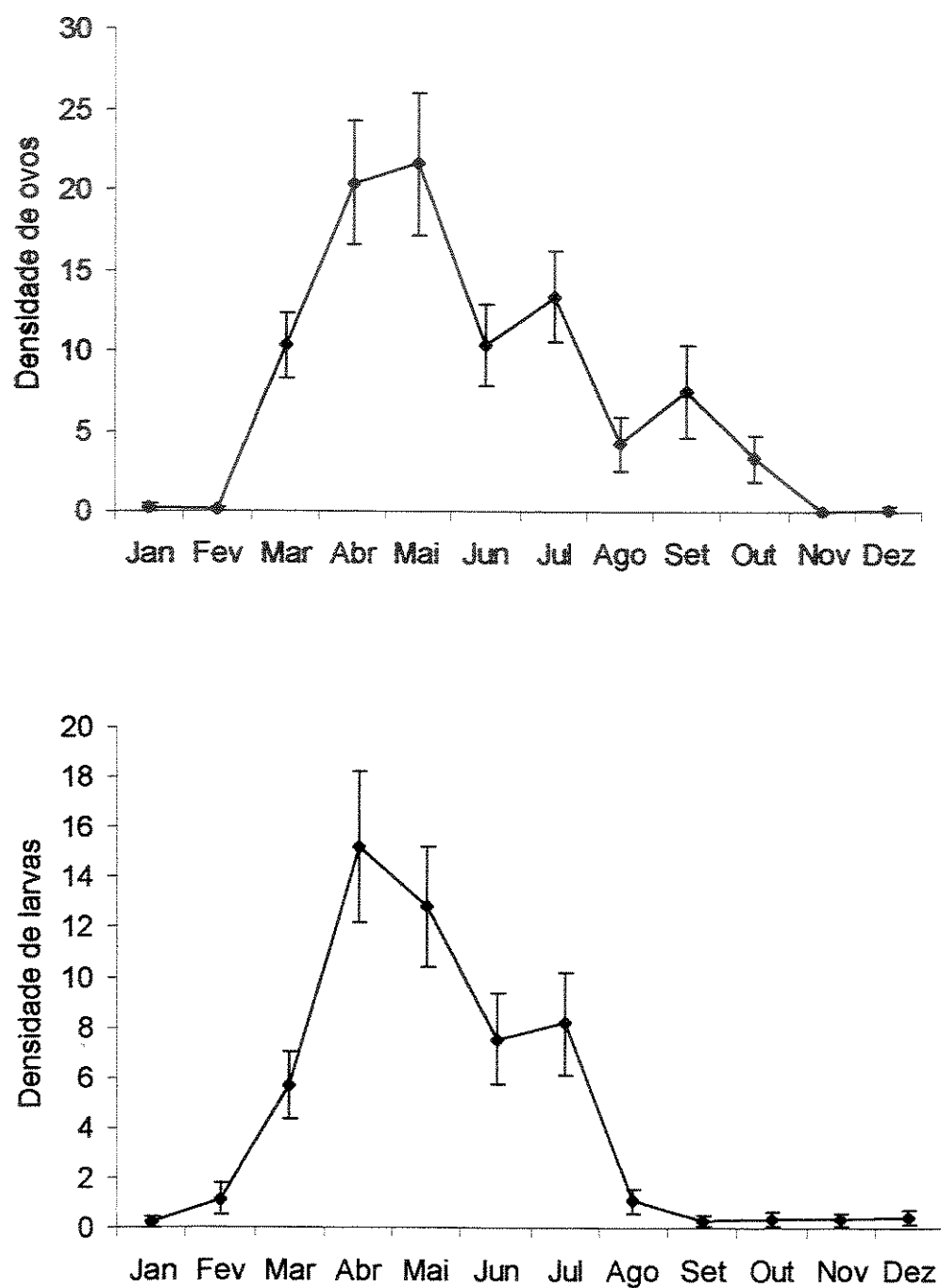


Figura 1 – Variação mensal nas densidades de ovos e larvas (por 100 folhas) de *Aneea* em folhas de arbustos de *C. floribundus* na Serra do Japi ao longo de 1998. N = 80 plantas amostradas mensalmente.

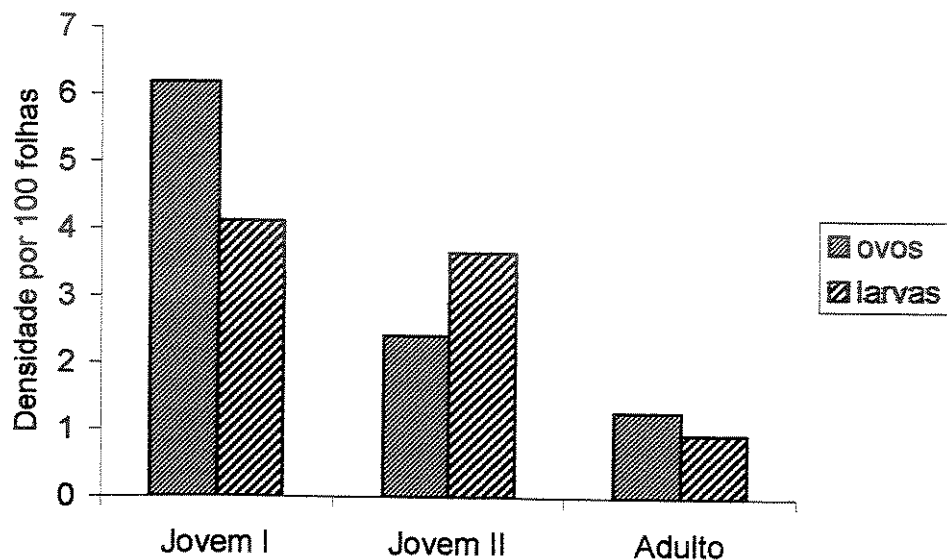


Figura 2 – Densidade de ovos e larvas de borboletas *Anaea* em folhas de *C. floribundus* na Serra do Japi. Na categoria Jovem I estão aqueles indivíduos com até 1 m de altura (total de folhas amostradas = 1411). Na categoria Jovem II estão os indivíduos com mais de 1 m até 3 m de altura (total de folhas amostradas = 1920). As coletas em Adultos foram feitas na copa das árvores entre 3 m e 5 m de altura (total de folhas amostradas = 2756). As maiores densidades de imaturos de *Anaea* na Serra do Japi foram encontradas em plantas jovens.

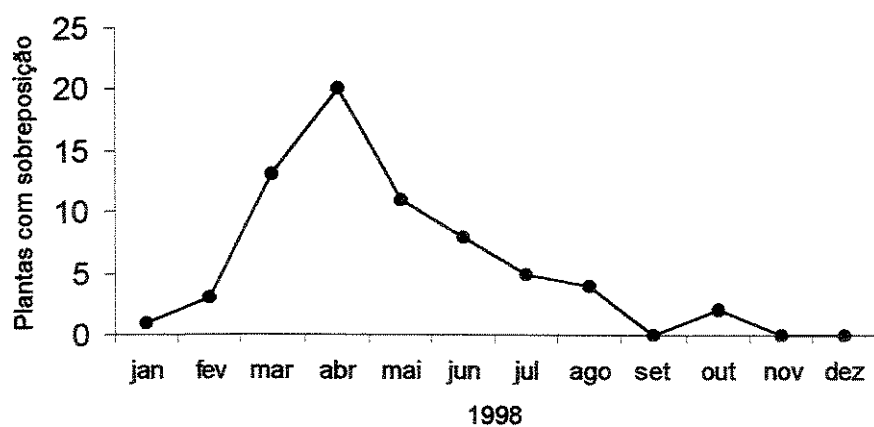
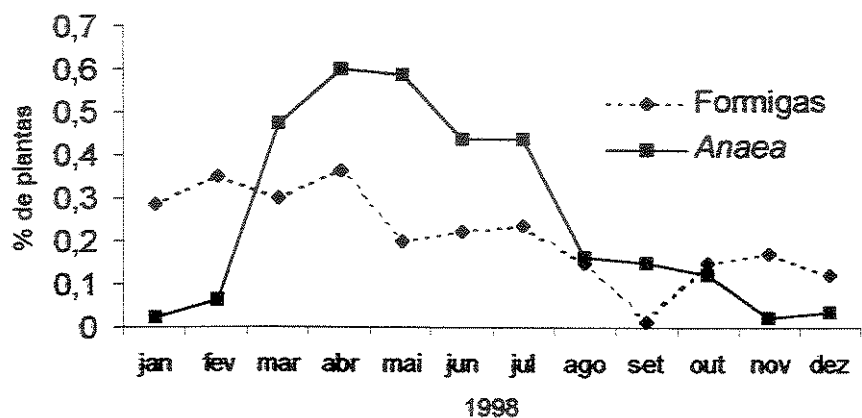


Figura 3 – A – proporção de plantas de *C. floribundus* com formigas ou com imaturos de *Anaea* ao longo do ano na Serra do Japi. B – número de plantas com co-ocorrência de formigas e imaturos de *Anaea*. Abril foi o mês com maior sobreposição na ocorrência de imaturos de *Anaea* e formigas. N = 80 plantas amostradas mensalmente.

Inimigos naturais de *Anaea* spp. na Serra do Japi

A riqueza dos inimigos naturais de *Anaea* na Serra do Japi não é muito grande. Os ovos podem ser removidos por formigas (dois eventos observados) ou parasitados por *Trichogramma* sp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Outros inimigos não foram observados. As larvas podem ser predadas por aranhas tomisídeas, vespas (*Polistes* sp.) e formigas (4 eventos no total). Quando atacadas, as larvas reagem vigorosamente e regurgitam um líquido que parece muito desagradável para as formigas, que ficam bastante perturbadas e afastam-se da larva para a limpeza imediata das antenas e mandíbulas. As larvas podem também ser parasitadas por himenópteros braconídeos e por dípteros taquinídeos. Os parasitóides emergem freqüentemente no último estágio larval (himenópteros e dípteros) ou da pupa (dípteros) causando a morte do hospedeiro (Tabela 1).

Tabela 1 – Ovos e larvas de *Anaea* spp. coletados no campo e criados em laboratório para avaliação do parasitismo.

Estágio	N	Parasitados	Hymenoptera	Diptera	% Parasitismo
ovos	391	174	174	0	44,5
1° estágio	43	2	0	2	4,6
2° estágio	26	1	0	1	3,8
3° estágio	29	1	0	1	3,4
4° estágio	23	0	0	0	0
5° estágio	47	12	4	8	25,5

Efeitos das formigas na sobrevivência dos imaturos de *Anaea*

Duas espécies de *Anaea* ovipositaram nas plantas utilizadas no experimento. As espécies *A. ryphea* e *A. otrere* possuem ovos, estágios iniciais e comportamento muito semelhante e para efeito de análises foram consideradas em conjunto.

As espécies de formigas encontradas sobre as plantas durante o experimento foram: *Brachymyrmex* sp., *Camponotus crassus*, *Camponotus rufipes*, *Camponotus* sp., *Crematogaster* sp., *Pheidole* sp., *Pseudomyrmex* sp., *Pachycondyla* sp., *Procryptocerus* sp., *Cephalotes* sp. e *Solenopsis* sp.

Os ovos em abril e as larvas provenientes desses estiveram expostos às interações com as formigas por um maior período. Esses ovos representaram 64% de todos os ovos vistos durante as inspeções. Os ovos em maio representaram 33% e em junho 3%. No final do experimento, quando foram tomadas as medidas de herbivoria, apenas a coorte de abril havia completado o ciclo larval. Nem todos os ovos postos nos períodos seguintes completaram o ciclo antes do final do experimento.

As análises sobre os ovos foram feitas sobre a coorte de abril (64% do total de ovos no período experimental). O número médio de ovos observados em plantas com formigas ($4,06 \pm 0,09$ ovos) não diferiu do observado em plantas sem formigas ($4,05 \pm 0,15$ ovos) (teste T; $t = 0,008$; GL = 50, $P = 0,9931$). A maior taxa de mortalidade dos estágios imaturos de *Anaea*, em plantas com ou sem formigas, foi observada para os ovos. A mortalidade total dos ovos em plantas com formigas foi de $70,58 \pm 0,67\%$ (N = 35) e nas plantas sem formigas foi de $56,90 \pm 1,5$ (N = 17) (Teste Mann-Whitney; U = 351,0; GL = 1; $P = 0,2885$).

A porcentagem média de ovos desaparecidos sobre as plantas sem formigas ($8,08 \pm 0,008\%$; $N = 17$) foi significativamente menor do que em plantas com formigas ($35,56 \pm 0,008\%$; $N = 35$) (Teste Mann-Whitney, $U = 405,5$; $GL = 1$; $P = 0,0291$). A remoção de ovos por formigas foi observada em duas ocasiões, envolvendo espécies de *Crematogaster* e *Pheidole*. Já a porcentagem de ovos parasitados foi maior em plantas sem formigas ($36,36 \pm 0,18$; $N = 17$) do que em plantas com formigas ($19,50 \pm 0,007$; $N = 35$), embora essa diferença não tenha sido estatisticamente significativa ($U = 236,0$; $GL = 1$, $P = 0,2158$). Plantas com maior abundância de formigas tiveram maiores taxas de ovos desaparecidos ($R^2 = 0,13$; $P = 0,0335$; $Y = 29,66 + 0,50x$).

O número de ovos por planta explicou um parcela significativa da variação no número total de larvas – soma das larvas de cada estágio – nas plantas isoladas de formigas ($y = 1,4729 + 0,8209 x$; $R^2 = 0,2522$; $P = 0,039$; $N = 17$ plantas). Todavia, evidenciando os efeitos da presença de formigas, não houve relação entre o número de ovos e o número total de larvas nas plantas com formigas ($R^2 = 0,0558$; $P = 0,1718$; $N = 35$ plantas). Portanto, quando não há formigas o número total de larvas nas plantas é positivamente influenciado pelo número de ovos depositados pelas fêmeas, enquanto que na presença de formigas o número total de larvas independe do número de ovos postos em cada planta.

A mortalidade das larvas foi muito pequena quando comparada com a dos ovos - as maiores taxas de mortalidade de larvas ocorreram no primeiro e terceiro estádios - e a curva que descreve a sobrevivência dos imaturos de *Anaea* aproxima-se das curvas do tipo côncava (Figura 4). Em plantas com formigas, 5,9% dos ovos alcançaram o quinto estágio larval e em plantas sem formigas o percentual foi igual a 11,9% dos ovos observados. As curvas de sobrevivência entre os grupos experimentais foram estatisticamente diferentes - Método de Peto & Peto (Pike & Thompson 1986) - ($LR = 5,3859$; $GL = 1$; $P < 0,025$; Figura 4).

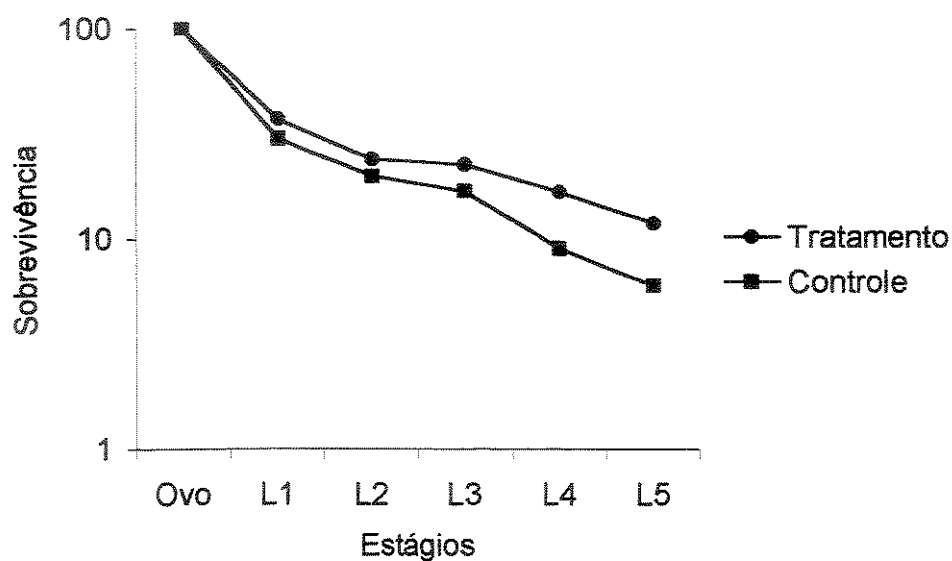


Figura 4 – Sobrevivência de imaturos de *Anaea* em folhas de *C. floribundus* na Serra do Japi. Nas plantas sem formigas (N = 17) acompanhou-se a sobrevivência de 84 ovos. Em plantas com formigas (N = 35) a sobrevivência foi acompanhada em um total de 167 ovos. As curvas de sobrevivência são diferentes entre os grupos experimentais (LR = 5,3859; $P < 0,025$ ver texto). L1 = larvas de primeiro estágio.

Efeitos sobre as taxas de herbivoria

Foram obtidos dados de taxa de herbivoria para 48 plantas (32 controle e 16 tratamento). As larvas de *Anaea* foram as responsáveis pela maior parcela das taxas de herbivoria medidas nas plantas. No total de 48 plantas, 14 plantas passaram todo o período do experimento sem larvas de *Anaea* e a taxa média de herbivoria foi $2,53 \pm 0,26$ %. Por outro lado, 34 plantas tiveram larvas de *Anaea* durante o experimento e a taxa média de herbivoria foi de $22,08 \pm 0,36$ % (teste T; $t = 3,25$; GL = 46; $P = 0,002$). Portanto o efeito médio das larvas de *Anaea* corresponde a 88,5 % da taxa de herbivoria medida nas folhas de *C. floribundus*.

As taxas de herbivoria não diferiram estatisticamente entre plantas isoladas ($18 \pm 0,01$ %) ou não isoladas de formigas ($13 \pm 0,002$ %) (Teste t; $T = - 0,57$; GL = 46; $P = 0,5696$). Comparando-se plantas com poucas e muitas formigas obteve-se que a taxa média de herbivoria em plantas com poucas formigas foi $17,56 \pm 0,57$ % (N = 16) e com muitas formigas foi de $9,04 \pm 0,36$ % (N = 16). Essas diferenças também não foram estatisticamente significativas (Teste t; $T = - 1,09$; GL = 34; $P = 0,2807$).

Analisou-se por último, se as larvas provenientes dos ovos postos no mês de maio (33% do total de ovos no período experimental) teriam influenciado as taxas de herbivoria que foram medidas no final de junho. O número total de larvas em plantas com ou sem formigas provenientes dos ovos de maio não influenciou as taxas de herbivoria medidas (controle: $R^2 = 0,0019$; $P = 0,8068$; tratamento: $R^2 = 0,1398$; $P = 0,1697$). O total de larvas da coorte de maio foi cerca de 3 vezes menor do que o de larvas da coorte de abril, analisada anteriormente.

DISCUSSÃO

Padrões de ocorrência de *Anaea* em *Croton*

Em geral, os danos causados por insetos herbívoros são muito maiores em folhas de plantas jovens do que na copa das árvores (Coley & Barone 1996). Há uma extensa lista de espécies de herbívoros que são mais abundantes em plantas jovens do que em plantas adultas (Karban 1987). Portanto, a predominância das larvas de *Anaea* em plantas jovens e arbustos de *C. floribundus* não se constitui em um caso isolado. As razões para a maior abundância desses insetos nos arbustos são desconhecidas, todavia outras espécies de *Anaea* podem ser mais abundantes na copa das árvores de algumas espécies de *Croton* (Queiroz, em preparação). Independente dessas comparações, a herbivoria em populações de arbustos de *C. floribundus* na Serra do Japi é causada, principalmente, por espécies de *Anaea*. Embora em estudos anteriores sobre biologia e ecologia de *A. ryphea* em *C. floribundus* não tenha sido medido o dano causado por esses herbívoros, a autora sugeriu que esses efeitos seriam mínimos, pois o tamanho das populações estaria abaixo do nível de disponibilidade de alimento, não

tendo sido observado plantas totalmente defolhadas pelas lagartas (Caldas 1991, 1994, 1995). Na Serra do Japi, freqüentemente, foram observados arbustos de *C. floribundus* desfolhados por larvas de *Anaea* (ver Prancha II)

A ocorrência de *Anaea* em folhas de *Croton* apresentou um padrão sazonal na Serra do Japi, sendo muito similar ao descrito por Caldas (1995), para *A. ryphaea* na Reserva de Santa Genebra em Campinas. Esse período de grande abundância ocorre entre o final da estação chuvosa e início da estação seca na região. O mesmo padrão é descrito para larvas de lepidópteros em regiões de Cerrado, que também apresentam uma estação seca de abril a setembro e uma chuvosa de outubro a março (Morais *et. al.* 1999). Os mecanismos envolvidos no padrão sazonal de abundância de herbívoros em ambientes tropicais ainda são pouco conhecidos, mas um conjunto de fatores, incluindo os efeitos indiretos do clima sobre os inimigos naturais, competidores e a qualidade dos recursos, deve ser responsável por esses padrões (Wolda 1978). Na Serra do Japi, no período da seca, iniciado em abril, ocorre uma alta incidência de parasitismo em imaturos de lepidópteros (Brown 1992) e as temperaturas médias declinam bastante, podendo alterar a duração do ciclo de vida dos insetos. Aliado a esses fatores, deve haver uma redução da qualidade do alimento disponível pois as plantas crescem menos e emitem poucas folhas novas devido ao período de seca, que estende-se até o final de outubro (Morellato 1992).

Padrões de sobrevivência das borboletas sob o efeito da presença de formigas

Altas taxas de mortalidade de ovos de *Anaea* devido ao parasitismo e predação medidas neste estudo já foram demonstradas em trabalhos anteriores (e.g. Caldas 1992, 1995). A autora encontrou taxas de parasitismo e predação muito similares em *C.*

floribundus (Caldas 1995), já em *C. bilbergianus*, que possui nectários extraflorais visitados por formigas, a predação foi muito superior ao parasitismo (Caldas 1992).

O desaparecimento de ovos de *Anaea* em *C. floribundus* foi diferente entre plantas com e sem formigas, podendo-se portanto atribuir esse resultado ao efeito das formigas. Embora borboletas possam localizar visualmente a presença de formigas sobre as plantas (Freitas & Oliveira 1996), as fêmeas de *Anaea* parecem não discriminar entre plantas com ou sem formigas, já que a média de ovos nesses dois grupos foi igual neste estudo. A alta mortalidade dos ovos de *Anaea* está relacionada a sua imobilidade e quase nenhuma proteção ao ataque desses inimigos, pois faltam as características de defesas para ovos - cobertura por escamas, setas, fezes, teia ou espuma – observadas em outras espécies de insetos (Gross 1993) (ver Prancha II).

A remoção de ovos de *Anaea* depende do nível de visitação das formigas sobre as plantas, tendendo a ser maior quanto maior for a presença das formigas. Como a densidade de formigas depende da densidade de ninfas de *Aleurothrixus aepim* sobre as plantas (ver Capítulo I), sugere-se que há um efeito indireto dos aleirodídeos sobre as borboletas. Em observações mais recentes constatou-se que larvas grandes de *Anaea* podem consumir folhas com desovas de *A. aepim* e portanto há também um efeito direto dos desfolhadores sobre os aleirodídeos (ver também Inbar *et. al.* 1999).

A mortalidade dos estádios larvais de *Anaea* é muito inferior a mortalidade observada para os ovos e esse padrão é similar ao observado por Caldas (1992, 1995) em populações de *A. ryphea*. No Panamá, onde as larvas ocorriam na espécie de *Croton* com nectários extraflorais, a principal fonte de mortalidade foi a predação (Caldas 1992). No Brasil onde as observações foram feitas sobre *C. floribundus*, sem nectários extraflorais, o parasitismo foi mais importante (Caldas 1995). Na Serra do Japi, a

mortalidade de larvas é baixa e o parasitismo nos primeiros três estádios larvais é muito pequeno. É possível que os efeitos das formigas sobre as larvas, ainda que existentes, sejam pequenos pois essas últimas apresentam um repertório comportamental bastante diverso para fugir ao ataque de seus inimigos. As larvas quando atacadas regurgitam um líquido afastando os agressores, que é um comportamento de defesa comum entre os lepidópteros (Salazar & Whitman 2001). Os refúgios construídos pelas espécies de *Anaea* devem reduzir o acesso das formigas às larvas, também observado em outros ninfalídeos (Freitas & Oliveira 1992). Outro fator que afeta a magnitude dos efeitos das formigas sobre herbívoros é seu padrão de forrageamento sobre as plantas, que influencia no número de presas encontradas (Smiley 1985, Floate & Whitham 1994). É possível que o padrão de forrageamento das formigas sobre *C. floribundus* ocorra de uma maneira em que os encontros com as larvas sejam raros (ver Capítulo IV). Além disso, por se tratarem de herbívoros especialistas, o mimetismo químico pode estar contribuindo para que as larvas não sejam percebidas pelas formigas (Bernays 1988).

O curva de sobrevivência observada para os imaturos de *Anaea* está de acordo com o padrão geral descrito para insetos ectófagos (Price 1984, Cornell & Hawkins 1995), com alta mortalidade nos estágios iniciais – ovo e primeiro estágio larval - e baixa nos estágios finais. Esse padrão de sobrevivência é bastante contrastante com o de um endófago – minador de folhas - de *C. floribundus* estudado no mesmo local, que apresentou alta sobrevivência de ovos e grande mortalidade de larvas no estágio final (Queiroz 2001).

Herbivoria em *Croton*

O consumo de uma pequena quantidade de tecido vegetal no início da fase de crescimento das plantas pode afetar a produtividade da comunidade, enquanto o consumo ocorrido após a fase de crescimento deve ter pouco efeito na redução de biomassa (Mitchell & Wass 1996). Em geral, insetos especialistas são os principais responsáveis pela remoção de área foliar nas plantas e seu efeito é maior em folhas jovens, ainda em expansão (Coley & Barone 1996). As espécies de *Anaea* estudadas na Serra do Japi não são exceção, e seu impacto sobre as folhas de *C. floribundus* é grande se comparado com as taxas de herbivoria medidas em outras espécies (e.g. Freitas *et. al.* 2000).

A longevidade média de folhas em florestas tropicais é geralmente alta (Coley 1988) e embora não tenha sido avaliada neste estudo, algumas observações de campo sugerem que as folhas de *C. floribundus* também devem ter alta longevidade. A ação de herbívoros removendo partes da lâmina foliar pode reduzir a longevidade das folhas (Farfán & Dirzo 1989). É possível então que as espécies de *Anaea* tenham um efeito negativo sobre a longevidade das folhas *C. floribundus*. Entretanto, resta saber se a redução na longevidade das folhas vai afetar o crescimento das plantas. Em alguns casos, pode haver uma compensação da planta para aumentar o crescimento após a herbivoria (Trumble *et. al.* 1993). Por outro lado, o impacto de *Anaea* é maior no início do período seco na região e é possível que a perda de folhas devido a herbivoria não tenha tantos efeitos negativos sobre as plantas, pois ocorre em época de pouco crescimento devido às condições climáticas adversas.

Embora as formigas tenham afetado a sobrevivência dos imaturos de *Anaea* sobre as plantas, resultando num menor número de larvas, não foi detectado efeitos significativos sobre as taxas de herbivoria, possivelmente devido ao maior erro padrão das medidas nas plantas sem formigas. Em geral, mais casos de efeitos benéficos de formigas sobre as plantas foram relatados para associações formiga-NEFs do que para formiga-homóptero (Koptur 1992). Particularmente para espécies de *Croton*, trabalhos anteriores que mediram as taxas de herbivoria em plantas com e sem formigas não encontraram diferenças significativas (ver Freitas *et. al.* 2000). Em euforbiáceas os efeitos de formigas sobre as taxas de herbivoria têm sido amplamente variáveis (Whalen & Mackey 1988) e merecem mais investigações antes que um padrão geral possa ser descrito.

Efeitos das formigas na estrutura da comunidade de insetos

O período de grande abundância das larvas de *Anaea* sobre as plantas coincidiu com o de maior ocorrência de formigas associadas aos aleirodídeos, indicando uma grande sobreposição temporal entre as larvas e seus potenciais predadores. Esse fato é uma das condições necessárias para que as interações de herbívoros e inimigos naturais sejam consideradas importantes na estrutura da comunidade (Hedges & Lawton 1984). Portanto, os efeitos negativos das formigas sobre a sobrevivência dos imaturos de *Anaea* deve ser um dos fatores estruturando a comunidade de insetos sobre *C. floribundus*. Além dos possíveis efeitos das larvas de *Anaea* sobre os aleirodídeos, discutidos anteriormente, o consumo de uma grande porção da área foliar em *C. floribundus* pode limitar sua utilização por outros herbívoros (Damman 1990). Além disso, as larvas tem um impacto negativo direto sobre insetos minadores de folhas pois ao consumirem as folhas acabam ingerindo também as pequenas larvas desses insetos (Queiroz 2001).

Portanto, se em plantas com formigas a sobrevivência dos imaturos de *Anaea* é menor, isso pode ter um efeito positivo sobre as larvas de minadores nas mesmas plantas. Entretanto, é possível que as formigas tenham também um efeito negativo sobre os minadores através da predação das larvas desses insetos (Queiroz 2001).

Outro papel importante das formigas sobre a comunidade de insetos em *Croton* é seu potencial para afetar parasitóides através do consumo de indivíduos parasitados. Esse efeito pôde ser notado no aumento da taxa de parasitismo medida nos ovos em plantas sem formigas. Essas interações são importantes pois os efeitos de predadores sobre herbívoros já parasitados pode influenciar a dinâmica das populações desses insetos através da redução do efeito dos parasitóides (Memmott *et. al.* 1993, Snyder & Ives 2001).

Devido a grande diversidade e abundância das formigas em ambientes tropicais (Hölldobler & Wilson 1990), seus efeitos sobre insetos herbívoros, ainda que difusos, são importantes e devem ser avaliados nos estudos sobre a estrutura das comunidades e a dinâmica das populações.

CAPÍTULO IV

Distribuição de formigas em arbustos de *Croton*
(Euphorbiaceae) com diferentes fontes naturais de
açúcares

INTRODUÇÃO

A presença de formigas forrageando sobre as folhagens de plantas está freqüentemente associada a existência de fontes renováveis de alimento, e.g. néctar e exsudatos de insetos herbívoros, ou locais para nidificação (Janzen 1966, Bentley 1977a, Buckley 1987a). A existência de estruturas especializadas na produção de néctar sobre as plantas, e.g. nectários extraflorais, aumenta a freqüência de visitas das formigas e pode render benefícios às plantas através da remoção de insetos herbívoros e redução dos danos causados às plantas (Bentley 1977, Koptur 1984). Formigas coletam também exsudatos de homópteros e lepidópteros, conferindo benefícios à esses organismos, e.g. proteção contra inimigos naturais e higienização (Buckley 1987a, DeVries 1991), e podem remover outros herbívoros, beneficiando as plantas (Messina 1981), ou perturbarem inimigos naturais dos herbívoros com efeitos negativos sobre as plantas (Fritz, 1983).

A composição química do néctar extrafloral e do exsudato de homópteros é muito similar, basicamente açúcares (Koptur 1992). Entretanto, para as formigas, a coleta do exsudato de homópteros requer cuidados mais complexos e o alimento pode ser mais rico em proteínas e lipídios (Carrol & Janzen 1973). Devido aos efeitos negativos da associação formiga-homóptero para as plantas, sugeriu-se que em alguns casos a existência de nectários extraflorais poderiam servir para romper essas associações e beneficiar as plantas. Becerra & Venable (1989) propuseram que as formigas poderiam abandonar os homópteros para coletar os

líquidos dos nectários, reduzindo a sobrevivência dos homópteros e beneficiando as plantas. Todavia, várias críticas foram feitas à essa hipótese (Fiala 1990) e testes experimentais negaram que fontes alternativas de açúcares podem distrair as formigas de associações com homópteros (Del-Claro & Oliveira 1993). De fato, vários estudos sugeriram que formigas preferem exsudatos de homópteros ao néctar extrafloral (Buckley 1983, Sudd & Sudd 1985, Fiala 1990, Rashbrook *et. al.* 1992).

As plantas podem controlar a distribuição e fluxo do néctar extrafloral, mas tem pouca influência sobre a produção dos exsudatos pelos homópteros (Bentley 1977a). O fluxo de exsudato dos homópteros é um processo contínuo (Yee *et. al.* 1996) enquanto que o fluxo de néctar nos NEFs pode ser intermitente (Koptur 1992). A localização dos nectários extraflorais em diferentes espécies de plantas é amplamente variável, podendo ser encontrados nos cotilédones, ramos, estípulas, pecíolo, raquis de folhas compostas, superfície da lâmina foliar e nos frutos (Koptur 1992). Embora a atividade dos nectários possa variar entre porções diferentes das plantas (Bentley 1977a), a oferta de açúcares ocorre em várias partes da mesma planta. Já os homópteros vivem freqüentemente em agregados na porção apical dos ramos ou em folhas jovens (Del-Claro & Oliveira 1999, ver Capítulo I) e portanto a distribuição da produção de exsudatos é muito mais concentrada espacialmente.

Na evolução dos nectários extraflorais, as forças seletivas devem ter agido para minimizar os custos associados a produção de néctar e maximizar os benefícios decorrentes da presença de formigas sobre as plantas, através da remoção de insetos herbívoros (Bentley 1977a). Embora as formigas sejam

extremamente agressivas, sendo consideradas como as principais predadoras de insetos herbívoros (Salazar & Whitman 2001), seus efeitos sobre plantas com nectários extraflorais ou homópteros produtores de exsudatos são amplamente variáveis (Koptur 1992). Alguns fatores são citados para explicar a variabilidade dos efeitos, entre os quais a frequência da visita de formigas às plantas (Smiley 1986) e sua densidade (Rashbrook et. al. 1992) já foram explorados. Em geral, mais efeitos benéficos das formigas para as plantas foram encontrados em associações formiga-NEFs do que em associações formiga-homóptero (Koptur 1992).

Este trabalho analisa a influência dessas diferentes fontes naturais de açúcares no padrão de forrageamento das formigas sobre plantas. Os objetivos foram: (1) investigar a distribuição espacial de formigas em espécies de *Croton* com NEFs e/ou aleirodídeos; (2) comparar a atividade temporal de formigas coletando exsudatos de aleirodídeos em plantas com ou sem nectários extraflorais; (3) avaliar o risco de predação por formigas em larvas de borboletas especialistas em *Croton* com aleirodídeos ou com NEFs.

MÉTODOS

Distribuição das formigas nas plantas

A distribuição de formigas em plantas com diferentes fontes naturais de açúcares foi investigada em três espécies de *Croton*. *Croton priscus* ocorre na Reserva de Santa Genebra, em Campinas, e possui NEFs na junção do pecíolo

com o limbo foliar e ao longo das margens das folhas. Os nectários são ativos e freqüentemente visitados por formigas. *Croton alchomeicarpus* ocorre na Serra do Japi e possui NEFs peciolares e suas folhas são infestadas por *Aleurothrixus aepim* (Aleyrodidae). Tanto os nectários quanto os aleirodídeos são visitados por formigas. *Croton floribundus*, que ocorre nas duas áreas citadas, não possui nectários extraflorais, mas suas folhas são infestadas por *A. aepim* e são freqüentemente visitadas por formigas (ver Capítulos anteriores).

Para analisar a distribuição das formigas nas diferentes espécies de *Croton* foram realizados censos de 24 horas de duração na Reserva de Santa Genebra (em *C. priscus* e *C. floribundus*) e na Serra do Japi (em *C. alchomeicarpus* e *C. floribundus*). Plantas marcadas foram observadas a cada 2 horas para monitorar a presença de formigas sobre os aleirodídeos, nectários extraflorais, folhas, pecíolos e ramos. A distribuição das formigas nas diferentes espécies foi obtida somando-se o total de formigas registradas nas plantas durante os censos. Em *Croton floribundus* os registros foram realizados em um total de 60 plantas em 5 censos (3 na Serra do Japi e 2 na Reserva Santa Genebra); em *C. priscus* o total de plantas foi 43 em 3 censos (todos na Reserva Santa Genebra) e em *C. alchomeicarpus* o total de plantas foi 37, sendo 24 sem agregados de aleirodídeos e 13 com aleirodídeos, em 3 censos (todos na Serra do Japi).

Atividade de formigas sobre agregados de *A. aepim* em plantas com ou sem nectários extraflorais

Foi realizado um censo de 24 horas de duração, com observações a cada 2 horas, em plantas previamente marcadas de *Croton floribundus* e *C.*

alchomeicarpus, contendo agregados de ninfas de *A. aepim*, na Serra do Japi.

Verificou-se inicialmente a presença e ausência das formigas sobre os agregados nas duas espécies de *Croton*. Para comparar estatisticamente os dados utilizou-se uma análise de Qui-quadrado. O nível de atividade de formigas foi calculado dividindo-se o total de formigas sobre os agregados pelo número de ninfas em cada período de observação. Para comparação desses dados foi utilizada uma Análise de Variância para medidas repetidas.

Risco de predação de larvas por formigas em *Croton* com nectários ou aleirodódeos

Foram realizados 60 testes de introdução de larvas em diferentes plantas de *C. floribundus* e *C. priscus*. Em cada espécie de *Croton* foram realizados 30 testes introduzindo uma larva de *Anaea ryphea* sobre uma folha da planta. As larvas utilizadas nos testes em *C. floribundus* tinham tamanho médio de 5,2 mm ($\pm 0,24$), com mediana de 5 mm e variando de 3 a 8 mm. Em *C. priscus* as larvas tinham tamanho médio de 5,03 mm ($\pm 0,25$), com mediana de 5 mm e variando de 3 a 9 mm.

A larva era introduzida em uma folha da porção superior de *C. priscus* ou sobre a folha contendo o agregado de ninfas em *C. floribundus*. As observações

duravam no máximo 30 minutos ou encerravam-se com a remoção da larva pelas formigas. O número de larvas encontradas e predadas nas duas espécies de *Croton* foram comparadas estatisticamente com teste de Qui-quadrado.

RESULTADOS

Distribuição das formigas nas espécies de *Croton*

A fauna de formigas encontrada sobre *Croton* spp. durante os censos foi composta por: *Acanthoponera* (1 sp.), *Brachymyrmex* (2 spp.), *Camponotus* (7 spp.), *Crematogaster* (2 spp.), *Pachycondyla* (1 sp.) *Pheidole* (3 spp.), *Procryptocerus* (1 sp.), *Pseudomyrmex* (2 spp.), *Solenopsis* (1 sp.) e *Zacryptocerus* (1 sp.). Nove espécies foram comuns às diferentes espécies de *Croton*, 6 espécies apareceram em 2 espécies de *Croton*, e outras 6 espécies de formiga só visitaram uma das espécies de planta.

Os padrões de distribuição das formigas nas espécies de *Croton* foram distintos e estão apresentados na Figura 1. Quando há aleirodídeos sobre as plantas as formigas concentram-se sobre os agregados para coleta dos exsudatos, mas nas plantas sem esses insetos as formigas estão menos concentradas entre as diferentes partes. Comparando-se as espécies de *Croton* com aleirodídeos, nota-se que há uma concentração muito maior das formigas sobre os agregados em *C. floribundus* do que em *C. alchomeicarpus*, pois nessa última as formigas visitam também os nectários.

Nas duas espécies com nectários extraflorais, mas sem aleirodídeos, as formigas forrageiam mais sobre as folhas em *C. priscus* do que em *C.*

alchomeicarpus. Essa diferença está relacionada ao fato de que *C. priscus* possui nectários ao longo da borda da folha, além dos peciolares, e *C. alchomeicarpus* só possui nectários peciolares. Nesse último caso, as formigas podem visitar os nectários e não forragear sobre lâmina foliar.

O número de formigas sobre os pecíolos dá uma idéia da movimentação entre folhas e as formigas sobre os ramos indica a mudança vertical na planta, podendo significar movimentos para forragear em diferentes folhas e também a entrada e saída da planta. Nota-se que em *C. floribundus* as porcentagens dos registros de formigas sobre essas partes foi muito menor do que nas outras plantas (Figura 1), indicando que as formigas movem-se muito pouco, ficando a maior parte do tempo sobre os agregados de *A. aepim*.

A atividade de formigas sobre ninfas de *A. aepim* em plantas com ou sem NEFs

As formigas visitaram os agregados de ninfas de *A. aepim* nas plantas independentemente da presença de nectários extraflorais. A ocupação dos agregados de ninfas por formigas ao longo de 24 horas foi igual em *C. alchomeicarpus* e *C. floribundus* ($\chi^2 = 3,48$; GL = 1; $P > 0,05$). Embora o índice médio de atividade de formigas sobre os agregados em *C. floribundus* tenha permanecido em níveis mais elevados durante a maior parte do tempo do que em *C. alchomeicarpus*, as diferenças não foram estatisticamente significativas (ANOVA – medidas repetidas – $F = 0,6163$; GL = 1; $P = 0,4426$; Figura 2).

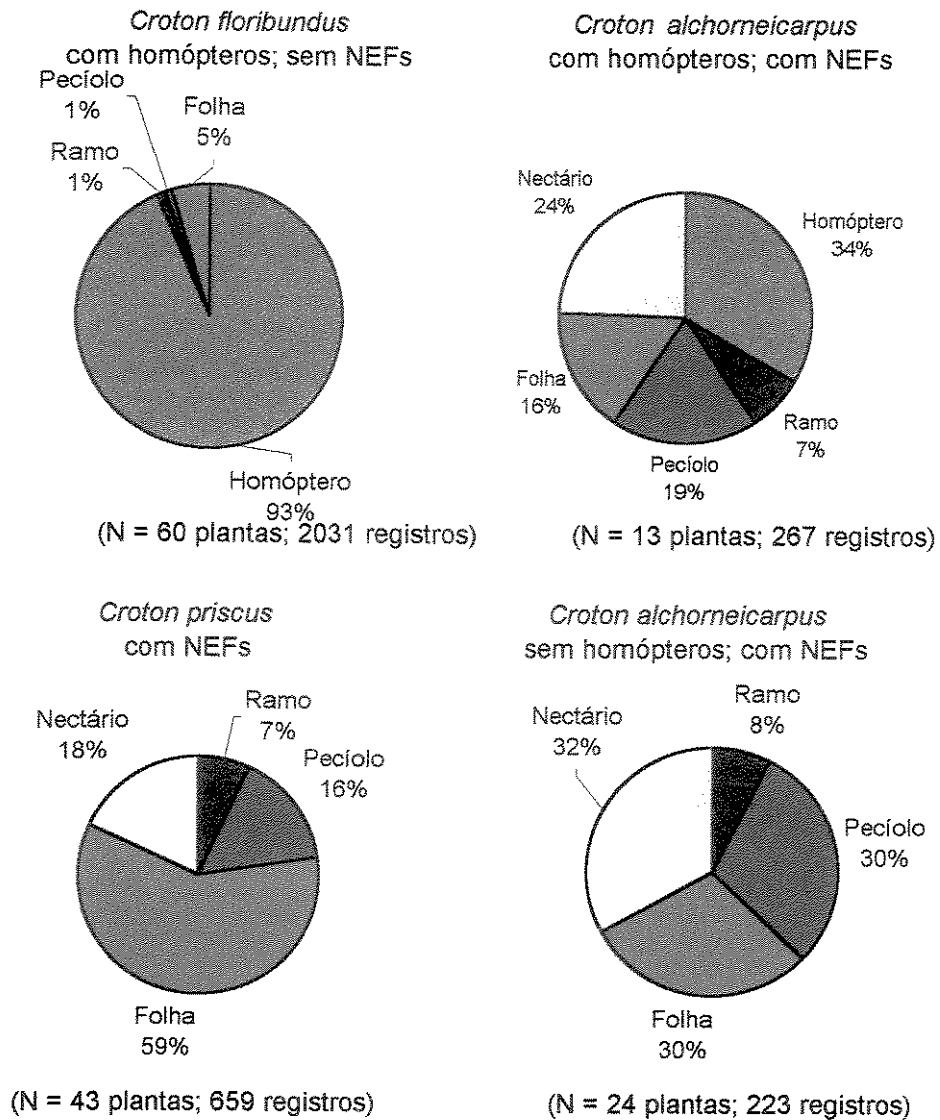


Figura 1 - Distribuição de formigas em *Croton* obtida em censos de 24 horas realizados na Serra do Japi e Reserva Santa Genebra. *Croton alchorneicarpus* possui NEFs peciolares e agregados de *A. aepim*; *C. priscus* possui NEFs peciolares e foliares. A distribuição das formigas nas plantas é mais homogênea na presença de NEFs. A presença de formigas sobre as folhas aumenta no sentido horário a partir do gráfico superior esquerdo.

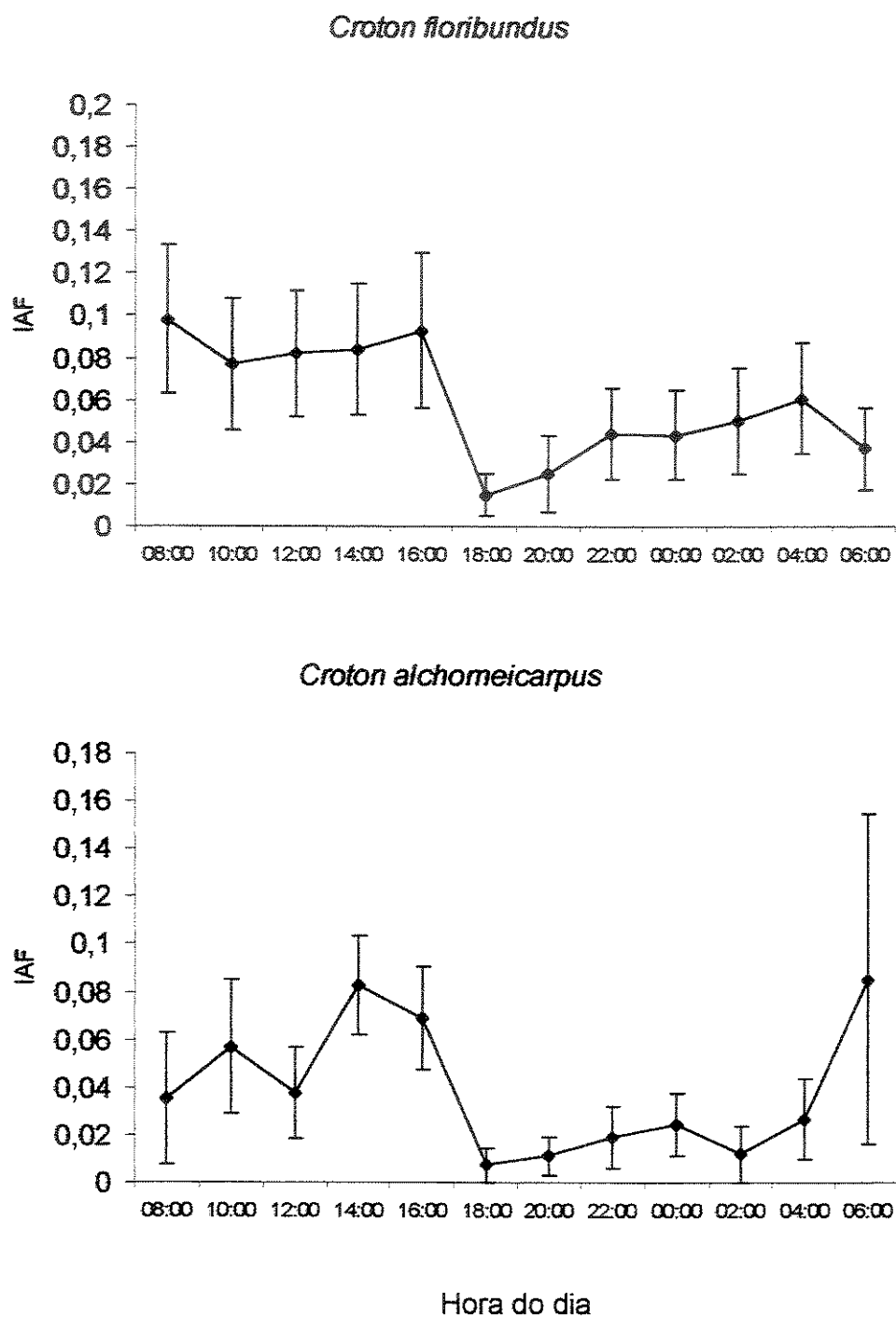


Figura 2 – Atividade de formigas (IAF) sobre agregados de *Aleurothrixus aepim*, ao longo de 24 horas, em duas espécies de *Croton* na Serra do Japi.

Risco de predação por formigas em larvas sobre plantas com aleirodídeos ou NEFs

O número de larvas encontradas pelas formigas foi muito maior em *C. priscus* do que em *C. floribundus* (Tabela 1). Essa diferença foi estatisticamente significativa ($\chi^2 = 12,9$; GL = 1; $P < 0,001$) e é responsável pelo maior número de larvas removidas em *C. priscus* do que em *C. floribundus*. Não houve diferenças significativas nas porcentagens de ataque e remoção entre as larvas encontradas pelas formigas nas duas espécies (ataque: $\chi^2 = 0,04$; GL = 1; $P > 0,05$ e remoção: $\chi^2 = 0,01$; GL = 1; $P > 0,05$). Portanto, as formigas são igualmente agressivas, face à presença das larvas, nas duas espécies de *Croton*, sendo que a diferença é que as formigas encontram mais freqüentemente as larvas nas folhas de *C. priscus* do que nas folhas de *C. floribundus*.

Tabela 1 – Testes de introdução de larvas de *Anaea ryphea* em duas espécies de *Croton* contendo formigas. Plantas de *C. floribundus* (N = 30) possuíam agregados de ninfas de *Aleurothrixus aepim* visitados por formigas e *C. priscus* (N = 30) possuía nectários peciolares e foliares visitados por formigas durante os testes. Os teste em *C. floribundus* foram realizados na Serra do Japi e em *C. priscus* na Reserva de Santa Genebra.

Espécie	Testes	Encontrou Larva	Atacou Larva	Removeu Larva
<i>C. floribundus</i> (c/ homópteros)	30	05 (17%)	04 (13%)	03 (10%)
<i>C. priscus</i> (c/ NEFs)	30	26 (87%)	20 (67%)	13 (43%)

DISCUSSÃO

Embora vários estudos tenham analisado o nível de atividade de formigas visitando NEFs ou coletando exsudatos de homópteros (e.g. Del-Claro & Oliveira 1999, De la Fuente & Marquis 1999, Oliveira *et. al.* 1999), a distribuição de formigas sobre plantas com diferentes fontes naturais de açúcares não havia sido investigada anteriormente. Este trabalho demonstrou que quando há maior controle por parte das plantas sobre as fontes de açúcares, i.e. presença de NEFs, as formigas são mais freqüentes sobre as folhas das plantas.

Os principais herbívoros de *Croton* são larvas desfolhadoras de borboletas especialistas do gênero *Anaea* (ver Capítulo III). Como a localização dos NEFs nas plantas é importante para proteger as partes mais susceptíveis ao ataque de herbívoros (Bentley 1977), sugere-se que o posicionamento de nectários ao longo da margem foliar é uma estratégia que aumenta a chance de encontros entre formigas e larvas desfolhadoras (Tilman 1978). De fato, uma grande proporção das larvas do herbívoro especialista *Anaea ryphea* foi encontrada por formigas nas folhas de *C. priscus*, que possui nectários foliares.

Em geral, os NEFs são muito mais freqüentes nas folhas e pecíolos do que nos ramos de diferentes gêneros de plantas (ver Koptur 1992). Por outro lado, é plausível sugerir que nectários peciolares sejam menos vantajosos do que os foliares, pois os primeiros não requerem que as formigas forrageiem sobre as folhas. Mas de modo geral, o padrão de fluxo do néctar favorece uma melhor distribuição das formigas nas plantas, pois a quantidade ofertada em cada glândula é pequena, podendo ser consumida rapidamente, forçando as formigas a

deslocarem-se constantemente para outros NEFs (Tilman 1978). Isso não ocorre nos agregados de ninfas de aleirodídeos pois o fluxo de exsudatos é contínuo (Yee *et. al.* 1996). Essa diferença explica porque poucas larvas de *A. ryphea* foram encontradas pelas formigas em *C. floribundus*.

Não foram realizadas análises quantitativas e qualitativas do néctar e do exsudato nas espécies de *Croton* neste estudo, mas a distribuição das formigas nas espécies de plantas sugere a existência de diferenças importantes. A presença de homópteros em *Croton*, cujas ninfas estão agregadas em uma pequena parte da folhas, desperta uma maior atenção das formigas para os agregados de ninfas. Análises do néctar de NEFs em *Croton sarcopetalus* revelaram que o líquido é composto basicamente de açúcares, havendo poucos aminoácidos e nenhum lipídio (Freitas *et. al.* 2001). Por outro lado, os exsudatos de aleirodídeos podem ser muitos ricos em aminoácidos (Byrne & Miller 1990), além de vários açúcares, entre eles melezitose (Yee *et. al.* 1996), considerado como muito atraente para formigas (Kiss 1981).

As sugestões de que o néctar ofertado nos NEFs seria de qualidade superior aos exsudatos de homópteros (Becerra & Venable 1989) já foram criticadas em vários casos (e.g. Fiala 1990, Rashbrook *et. al.* 1992) e os dados apresentados aqui não dão suporte a hipótese de que os homópteros seriam abandonados na presença de NEFs sobre as plantas. Os agregados de *A. aepim* em *C. alchomeicarpus* (com NEFs), foram igualmente visitados por formigas se comparados aos agregados em *C. floribundus* (sem NEFs).

Becerra & Venable (1989) sugeriram que os benefícios da presença de NEFs deveriam relacionar-se a redução na sobrevivência de homópteros e não aos

possíveis efeitos das formigas sobre outros insetos herbívoros. Os dados apresentados neste estudo sugerem justamente o contrário. Como a frequência de visitas e o nível de atividade de formigas sobre agregados de ninfas de *A. aepim* não foram diferentes entre a espécie sem nectários e com nectários, espera-se que não haja efeitos da presença dos NEFs na sobrevivência dos aleirodídeos (ver Capítulo II). Por outro lado, as formigas estão menos concentradas na espécie de planta com *A. aepim* e NEFs do que naquela que só *A. aepim*. Portanto pode-se sugerir que maiores efeitos sobre insetos desfolhadores serão observados em plantas com NEFs e aleirodídeos do que em plantas com apenas aleirodídeos. A presença de homópteros é importante para aumentar a densidade de formigas sobre as plantas (e.g. Rashbrook *et. al.* 1992), enquanto que a existência de NEFs provoca uma distribuição mais homogênea das formigas na planta aumentando a chance de encontros desses predadores com insetos desfolhadores.

CONCLUSÕES GERAIS

1. Formigas forrageam freqüentemente em arbustos de *Croton floribundus* devido à presença de ninfas de *Aleurothrixus aepim* (Hemiptera: Aleyrodidae).
2. A coleta de exsudatos dos aleirodídeos por formigas ocorre durante as 24 horas do dia, com pequena variação no nível de atividade entre as horas do dia.
3. A variação na densidade de ninfas e na temperatura média explicou 53% da variação na densidade de formigas sobre as plantas ao longo do ano.
4. Ninfas de *A. aepim* e formigas sobre as plantas ocorrem em maiores densidades durante os primeiros seis meses do ano na Serra do Japi.
5. A distribuição dos agregados de ninfas de *A. aepim* está concentrada na porção superior das plantas.
6. A coleta dos exsudatos do aleirodídeo pelas formigas impede que o líquido acumule-se sobre as ninfas.
7. Agregados de ninfas não visitados por formigas são dizimados devido a infecção generalizada por fungos e agregados visitados por formigas produzem maior número de adultos.
8. O benefício aos aleirodídeos decorrente da presença de formigas é mais intenso quando as formigas visitam mais freqüentemente os agregados para coleta dos exsudatos.
9. Em agregados visitados por formigas é menor o número de parasitóides próximo às ninfas.

10. Borboletas do gênero *Anaea* (Nymphalidae: Charaxinae) são responsáveis pela maior porção da herbivoria em folhas de arbustos de *C. floribundus*.
11. Abril é o mês com maior sobreposição na ocorrência de imaturos de *Anaea* e formigas em arbustos de *C. floribundus* na Serra do Japi.
12. Formigas associadas a *A. aepim* removem ovos de borboletas, sendo que o impacto é maior quanto maior forem as densidades de formigas sobre as plantas.
13. A sobrevivência de imaturos de *Anaea* é significativamente menor em plantas com formigas.
14. Não há efeitos significativos da associação formiga-*A. aepim* sobre a taxa de herbivoria em folhas de *C. floribundus*.
15. A distribuição de formigas sobre *Croton* depende do tipo de fonte de açúcar presente sobre as plantas.
16. A distribuição de formigas é mais homogênea entre as partes das plantas em espécies de *Croton* com nectários extraflorais (NEFs) do que com aleirodódeos.
17. Mais larvas de *Anaea* são encontradas por formigas em plantas com NEFs do que em plantas com *A. aepim*.
18. A presença de formigas sobre *Croton* no sudeste brasileiro deve ser investigada como um dos fatores importantes na estruturação da comunidade de insetos herbívoros nessas plantas.

SUMMARY

Several *Croton* species occur in the semideciduous forests of Southeast Brazil, and the presence of extrafloral nectaries (EFNs) is very common among these plants. Ants frequently visit the EFNs of *Croton* but in *C. floribundus*, a species lacking EFNs, ants are associated with the whitefly *Aleurothrixus aepim* (Hemiptera: Aleyrodidae), whose nymphs produce large amounts of honeydew. The ants visit nymph groups day and night, and the association occurs throughout the year. Densities of *A. aepim* nymphs and associated ants are greater from January to August. The association with ants benefits the aleyrodids because the removal of honeydew reduces fungal infections and increases the survival of the nymphs. Complete contamination by fungi was three times more frequent at ant-excluded than at ant-tended *A. aepim* groups. Moreover, control groups with low levels of ant-tending produced significantly fewer adults than those more frequently tended by ants. The leaves of *Croton* are consumed mainly by lepidopteran caterpillars (*Anaea* spp.), and the association between ants and aleyrodids was shown to negatively affect the survival of *Anaea* immature. Ants remove the eggs and can also attack the small caterpillars. The negative effects on *Anaea* varied with the intensity of ant foraging on the plants. The ant-alelyrodid association had no significant effect on the herbivory rate of *C. floribundus* leaves. The distribution of ants was more homogeneous among different plant parts in *Croton* species bearing EFNs than in *Croton* species lacking EFNs but infested by ant-tended whiteflies. This suggests that the presence of EFNs increases the chance of encounters between ants and herbivorous insects on *Croton* leaves. This is the first study on ant-Aleyrodidae interaction. The results demonstrate the importance of ants for whitefly survival, and shows that this ant-alelyrodidae mutualism can also affect associated insect herbivores on the host plant.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ackery, P.R. 1988. Hostplants and classification: a review of nymphalid butterflies. Biol. J. of Linnean Soc., 33:95-203.

Agrawal A.A. & Rutter M.T. 1998. Dynamics anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. Oikos 83: 227-236.

Auclair, J.L. 1963. Aphid feeding and nutrition. Annu. Rev. Entomol, 8: 439-490.

Becerra, J.X.I. & Venable, D.L. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-homoptera mutualism ? Oikos, 55: 276-280

Bellotti, A.C.; Smith, L. & Lapointe, S.L. 1999. Recent advances in cassava pest management. Annu. Rev. Entomol., 44: 343-370.

Bentley, B.L. 1977a. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. Annu. Rev. Ecol. Syst., 8: 407-427.

Bentley, B.L. 1977b. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). J. Ecol., 65: 27-38.

Bentley, B.L., Whittaker, J.B. & Malloch, A.J.C. 1980. Field experiments on the effects of grazing by a chrysomelid beetle (*Gastrophysa viridula*) on seed production and quality in *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. J. Ecol., 68: 671-674.

Bernays, E.A. 1988. Host specificity in phytophagous insects: selection pressure from generalist predators. Entomol. Exp. Appl., 49: 131-140.

Bernays E.A. & Cornelius M.L. 1989. Generalist caterpillar prey are more palatable than specialists for the generalist predator *Iridomyrmex humilis*. Oecologia, 79: 427-430.

- Bink-Moenen, R.M. & Mound, L.A. 1990. Whiteflies: Diversity, Biosystematics and Evolutionary Patterns. In: D. Gerling (Edit.) pp. 1-11. Whiteflies: Their Bionomics Pest Status and Management, Intercept Andover.
- Blua, M.J. & Toscano, N.C. 1994. *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) development and honeydew production as a function of cotton nitrogen status. *Environ. Entomol.*, 23: 316-321.
- Bondar, G. 1923. Aleyrodideos do Brasil. Secretaria da Agricultura, Imprensa Oficial do Estado da Bahia.
- Boucher, D.H.; James, S. & Keeler K.H. 1982. The ecology of mutualism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 315-347.
- Bristow C.M., 1984, Differential benefits from ant attendance to two species of Homoptera on New York ironweed. *J. Anim. Ecol.* 53: 715-726.
- Bristow C.M. 1991a. Why are so few aphids ant-tended? In: C.R. Huxley and D.F. Cutler pp. 104-119. *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Bristow, C.M. 1991b. Are ant-aphid associations a tritrophic interaction? Oleander aphids and Argentine ants. *Oecologia*, 87: 514-521.
- Bronstein J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 9: 214-217.
- Bronstein J.L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, 30: 150-161.

- Brown-JR K.S. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade hábitats recursos alimentares e variação temporal. In: Morellato, L.P.C (Org.) pp. 142-186. História Natural da Serra do Japi. Editora da Unicamp/FAPESP Campinas Brasil.
- Buckley R. 1983. Interactions between ants and membracid bug decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia*, 58: 132-136.
- Buckley R. 1987a. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 111-138.
- Buckley R. 1987b. Ant-plant-homopteran interactions. *Advances in Ecological Research*, 16: 53-85.
- Byrne D.N. & Bellows Jr T.S. 1991. Whitefly biology. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 431-57.
- Byrne D.N. & Miller W.B. 1990. Carbohydrate and amino acid composition of phloem sap and honeydew produced by *Bemisia tabaci*. *J. Insect Physiol.* 36: 433-439.
- Caldas, A. 1991. A population of *Anaea ryphea* (Nymphalidae) and its larval foodplant at Campinas Brazil. *J. Lepid. Soc.* 45:68.
- Caldas, A. 1992. Mortality of *Anaea ryphea* (Lepidoptera: Nymphalidae) immatures in Panama. *J. Res. Lepid.* 31: 195-204.
- Caldas, A. 1994. Biology of *Anaea ryphea* (Nymphalida) in Campinas Brazil. *J. Lepid. Soc.* 48: 248-257.
- Caldas, A. 1995. Population ecology of *Anaea ryphea* (Nymphalidae): immatures at Campinas, Brazil. *J. Lepid. Soc.*, 49: 234-245.

- Campbell, B.C.; Steffen-Campbell, J.D. & Gill, R.J. 1994. Evolutionary origin of whiteflies (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae) inferred from 18S rDNA sequences. *Insect Molecular Biol.*, 3: 73-88.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 231-257.
- Chu, C.C., Henneberry, T.J. & Cohen, A.C. 1995. *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae): host preference and factors affecting oviposition and feeding site preference. *Environ. Entomol.*, 24: 354-360.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.*, 53: 209-233.
- Coley, P.D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, 74: 531-536.
- Coley, P.D. & Aide, T.M. 1991. Comparison of Herbivory and Plant Defenses in Temperate and Tropical Broad-leaved Forests. *In*: P.W. Price *et. al.* (Eds) *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. J. Wiley & Sons, Inc., N. York.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 305-335.
- Cornell HV, 1990, Survivorship life history and concealment: a comparison of leaf miners and gall formers. *Am. Nat.* 136 581-597.
- Cornell, H.V. & Hawkins, B.A. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *Am. Nat.*, 145: 563-593

- Cuautle, M.; Rico-Gray, V.; García-Franco, J.G.; López-Portillo, J. & Thien, L.B. 1999. Description and seasonality of a homoptera-ant-plant interaction in the semiarid Zapotitlan Valley Puebla Mexico. *Acta Zool. Mex.*, 78: 73-82.
- Cushman, J.H. & Addicott, J.F. 1989. Intra- and interspecific competition for mutualists: ants as a limited and limiting resource for aphids. *Oecologia*, 79: 315-321.
- Cushman, J.H. & Whitham, T.G. 1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal age-specific and density-dependent effects. *Ecology*, 70: 1040-1047.
- Cushman, J.H. & Addicott, J.F. 1991. Conditional Interactions in Ant-Plant-Herbivore Mutualisms. *In*: C.R. Huxley & D.F. Cutler (Eds.) pp. 92-103. *Ant-Plant Interactions*, Oxford University Press, Oxford.
- Cushman, J.H. & Whitham, T.G. 1991. Competition mediating the outcome of a mutualism: protective services of ants as limiting resource for membracids. *Am. Nat.*, 138: 851-865.
- Damman, H. (1990) Patterns of interactions among herbivore species. *In*: N.E. Stamp, T.M. Casey (Eds.) pp.132-169. *Catterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman and Hall, New York
- Dansa CVA. & Rocha CFD, 1992, An ant-membracid-plant interaction in cerrado area of Brazil. *J. Trop. Ecol.* 8: 339-348.
- De la Fuente, M.A.S. & Marquis, R.J. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a neotropical rainforest tree. *Oecologia*, 118: 192-202.

- Del-Claro, K. & Oliveira, P.S. 1993. Ant-homoptera interaction: do alternative sugar sources distract tending ants? *Oikos*, 68: 202-206.
- Del-Claro, K. & Oliveira, P.S. 1996. Honeydew flicking by treehoppers provide cues to potential tending ants. *Anim. Behav.* 51: 1071-75.
- Del-Claro K. & Oliveira P.S, 1999, Ant-homoptera interactions in a Neotropical Savanna: the honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* 31: 135-144.
- Del-Claro, K. & Oliveira P.S. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific effects as related to protection from ants and homopteran fecundity. *Oecologia*, 124: 156-165.
- DeVries, P.J. 1987, *The butterflies of Costa Rica and their natural history*, Princeton University Press Princeton New Jersey. 327pp.
- DeVries, P.J. 1991. Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies. In: C.R. Huxley and D.F. Cutler (eds.) pp. 143-171. *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- DeVries, P.J., Harvey, D.J., Kitching, I.J. 1986. The ant associated epidermal organs on the larva of the lycaenid butterfly *Curetis regula* Evans. *Journal of Natural History*, 20: 621-633.
- Denno R.F. & McClure, M.S. 1983. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*, Academic Press Inc. NY. 717pp.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *Am. Nat.* 38: 209-221.

- Domínguez, C.A.; Dirzo, R. & Bullock, S.H. 1989. On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos*, 56: 109-114.
- Dowell RV, 1990, Integrating biological control of whiteflies into crop management systems, pp. 315-335. *In*: D. Gerling [edit.] *Whiteflies: Their Bionomics Pest Status and Management*, Intercept Andover.
- Dyer L.A. 1995. Tasty generalists and nasty specialists? Antipredator mechanisms in tropical lepidopteran larvae. *Ecology* 76: 1483-1496.
- Dyer, L.A. & Letourneau, D.K. 1999. Relative strenghts of top-down and botton-up forces in a tropical forest community. *Oecologia*, 119: 265-274.
- Elias, T. 1983. Extrafloral nectaries: Their structure and distribution. *In*: *The Biology of Nectaries* (B. Bentley, T. Elias, eds.) pp. 174-203. Columbia University Press.
- Enkegaard, A. 1993. The poinsettia strain of the cotton whitefly, *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae), biological and demographic parameters on poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*) in relation to temperature. *Bull. Entomol Res.*, 83: 535-546.
- Faeth, S.H. 1990. Structural damage to oak leaves alters natural enemy attack on a leafminer. *Entomol. Exp. Appl.*, 57: 57-63.
- Farfán, J.N. & Dirzo, R. 1989. Leaf survival in relation to herbivory in two tropical pioneer species. *Oikos*, 54: 71-74.
- Feeny, P.P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recents advances Phytochemistry*, 10: 1-40.
- Fiala, B. 1990. Extrafloral nectaries versus ant-Homoptera mutualisms: a comment on Becerra and Venable. *Oikos*, 59: 281-282.

- Fiala, B. & Maschwitz, U. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biol. J. of Linnean Soc.*, 44: 287-305.
- Fiala, B. & Maschwitz, U. 1992. Food bodies and their significance for obligate ant-association in the tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Biol. J. of Linnean Society*, 110: 61-75.
- Fiala, B. & Lisenmair, K.E. 1995. Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. *Biodiversity and Conservation*, 4: 165-182.
- Fiala, B.; Maschwitz, U.; Pong, T.Y. & Helbig, A.J. 1989. Studies of a south east asian ant-plant association: protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia*, 79: 463.
- Floate, K.D. & Whitham, T.G. 1994. Aphid-ant interaction reduces chrysomelid herbivory in a cottonwood hybrid zone. *Oecologia*, 97: 215-221.
- Fonseca, C.R. 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *J. Anim. Ecol.*, 82: 833-842.
- Fransen, J.J. 1990. Natural Enemies of Whiteflies: Fungi. In: D. Gerling (edit.). pp. 187-210. *Whiteflies: Their Bionomics, Pest Status and Management*. Intercept, Andover.
- Freitas, A.V.L. & Oliveira, P.S. 1992. Biology and behavior of the neotropical butterfly *Eunica bechina* (Nymphalidae) with specieal reference to larval defence against ant predation. *J. Res. Lepid.*, 31: 1-11.

- Freitas, A.V.L. & Oliveira, P.S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *J. Anim. Ecol.*, 65: 205-210.
- Freitas, L., Galetto, L., Bernardello, G. & Paoli, A.A.S. 2000. Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora*, 195: 398-402.
- Freitas, L., Bernardello, G., Galetto, L. & Paoli, A.A.S. 2001. Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus*. *Bot. J. of Linnean Soc.*, 136: 000-000.
- Fritz, R.S. 1983. Ant protection of a host plant's defoliator: consequence of an ant-membracid mutualism. *Ecology*, 64: 789-797.
- Gerling, D. 1990. *Whiteflies: Their Bionomics, Pest Status and Management*. Intercept, Andover.
- Gilbert, L.E. & Singer, M.C. 1975. Butterfly ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 365-397.
- Gill, R.J. 1990. The Morphology of Whiteflies. *In*: D. Gerling (edit.). pp. 13-45. *Whiteflies: Their Bionomics, Pest Status and Management*. Intercept, Andover.
- Godfray, H.C.J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton. 473pp.
- Gross, P. 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.*, 38: 251-273.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.*, 94: 421-424.

- Hawkins, B.A., Cornell, H.V. & Hochberg, M.E. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, 78, 2145-2152.
- Hedges, P.A. & Lawton, J.H. 1984. Bracken, ants and extrafloral nectaries. II. The effect of ants on the insect herbivores of bracken. *J. Anim. Ecol.*, 53: 1015-1032.
- Hedges, P.A. & Lawton, J.H. 1985. Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation. *Ecol. Ent.*, 10: 29-42.
- Heinrich, B. 1979. Foraging strategies of caterpillars. *Oecologia*, 42: 325-337.
- Hölldobler, B. & E.O. Wilson 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hunter, M.D. & Price, P.W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73: 724-732.
- Inbar, M., Doostdar, H. & Mayer, R. 1999. Effects of sessile whitefly nymphs (Homoptera: Aleyrodidae) on leaf-chewing larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.*, 28: 353-357.
- Janzen, D. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20: 249-275.
- Jeanne, R.L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology*, 60: 1211-1224.
- Karban, R. 1987. Herbivory dependent on plant age: a hypothesis based on acquired resistance. *Oikos*, 48: 336-337
- Karban, R. & Myers, J.H. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 331-348.

- Kiss, A. 1981. Melezitose, aphids and ants. *Oikos*, 37: 382.
- Koptur, S. 1979. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants in California. *Am. J. Bot.*, 66: 1016-1020
- Koptur, S. 1984. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) saplings by ants. *Ecology*, 65: 1787-1793.
- Koptur, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: E. Bernay (ed.). *Insect-plant Interactions*. Vol. IV. CRC Press, Boca Raton.
- Koptur, S. 1991. Extrafloral nectaries of herbs and trees: modelling the interaction with ants and parasitoids. In: C.R. Huxley and D.F. Cutler (Eds.). pp. 104-119. *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Koptur, S. & Lawton, J.H. 1988. Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecology*, 69: 278-283.
- Lei, G. & Hanski, I. 1997. Metapopulation structure of *Cotesia melitaearum*, a specialist parasitoid of the butterfly *Melitaea cinxia*. *Oikos*, 78: 91-100.
- Letourneau, D.K. & Dyer, L.A. 1998. Density patterns of *Piper* ant-plants and associated arthropods: top predator trophic cascades in a terrestrial system? *Biotropica*, 30: 162-169.
- Levings, S.C. 1983. Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distributions. *Ecol. Monogr.*, 53: 435-455.
- Lourenção, A.L. & Nagai, H. 1996. Surtos populacionais de *Bemisia tabaci* no Estado de São Paulo. *Bragantia*, 53: 53-59.

- Lynch, R.E. & Simmons, A.M. 1993. Distribution of immatures and monitoring of adults sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae), in peanut, *Arachis hypogaea*. Environ. Entomol., 22: 375-380.
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annu. Rev. Ecol. Syst., 11: 119-161.
- May, R.M. 1988. How many species are there on earth? Science, 241: 1441-1449.
- Memmott, J. , Godfray, H.C.J. & Bolton, B. 1993. Predation and parasitism in a tropical herbivore community. Ecol. Ent., 18: 348-352.
- Messina, F.J. 1981. Plant protection as a consequence of ant-membracid mutualism: Interactions on Goldenrod (*Solidago* sp.). Ecology 62: 1433-1440
- Mitchell, S.F. & Wass, R.T. 1996. Quantifying herbivory: grazing consumption and interaction strength. Oikos, 76: 573-576.
- Mor, U. & Marani, A. 1984. Relationship between physiology of the cotton plant and development of the tobacco whitefly, *Bemisia tabaci*. Phytoparasitica, 12: 141-145
- Morais, H.C.; Diniz, I.R. & Silva, D.M.S. 1999. Caterpillar seasonality in a central Brazilian cerrado. Revista de Biologia Tropical, 47: 1025-1033.
- Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H. F. 1992. Historia Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. Editora da UNICAMP-FAPESP, Campinas.
- Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H. F. 1995. Ecologia e Preservação de uma Floresta Tropical Urbana. Editora da UNICAMP, Campinas.
- Murdoch, W.W. 1966. Community structure, population control, and competition – a critique. Am. Nat., 100: 219-226.

- Muyshondt, A. 1974. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III. *Anaea (Memphis) eurypyle confusa* (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 28: 306-314.
- Muyshondt, A. 1975. Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. III. *Anaea (Memphis) pithyusa* (Nymphalidae). J. Lepid. Soc. 29: 168-176.
- O'Dowd, D.J. & Catchpole, E.A. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. – ant interactions. Oecologia, 59: 191-200.
- Ohnesorge, B., Sharaf, N., Allawi, T. 1980. Population studies on the tobacco whitefly *Bemisia tabaci* Genn. (Homoptera: Aleyrodidae) during the winter season. Z. ang. Ent., 90: 226-232.
- Oliveira, P.S & Leitão-Filho, H.F. 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomy, distribution, and abundance in the wood flora of cerrado vegetation in southeast Brazil. Biotropica, 19: 140-148.
- Oliveira, P.S., Oliveira-Filho, A.T. & Cintra, R. 1987. Ant foraging on ant-inhabited *Triplaris* (Polygonaceae) in western Brazil: a field experiment using live termites-baits. J. Trop. Ecol., 3: 193-200.
- Oliveira, P.S., Rico-Gray, V., Díaz-Castelazo, C. & Castillo-Guevara, C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). Functional Ecology, 13: 623-631.

- Oliveira, P.S., Freitas, A.V.L. & Del-Claro, K. 2001. Ant foraging on plant foliage: contrasting effects on the behavioral ecology of insect herbivores. In: Oliveira, P.S. & Marquis, R. The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press. No prelo.
- Passos, L.C. 1995. Fenologia, polinização e reprodução de duas espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) em mata semidecídua. Tese de Mestrado em Botânica, UNICAMP.
- Passos, L.C. & Ferreira S.O. 1996. Ant dispersal of *Croton priscus* (Euphorbiaceae) seeds in a tropical semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica*, 28: 607-700.
- Perring, T.M.; Cooper, A.D.; Rodriguez, R.J.; Farrar, C.A. & T.S. Bellows, Jr. 1993. Identification of a whitefly species by genomic and behavioral studies. *Science*, 259: 74-77.
- Price, P.W. 1984. *Insect Ecology*. 2d ed., Wiley, NY.
- Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPheron, B.A., Thompson, J.N. & Weis, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 41-65.
- Price, P.W. & Craig, T.P. 1984. Life history, phenology, and survivorship of a stem galling sawfly, *Euura lasiolepis* (Hymenoptera: Tenthredinidae) on the arroyo willow, *Salix lasiolepis*, in northern Arizona. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 77: 712-719.
- Pyke, D.A. & Thompson, J.N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*, 67: 240-245.

- Queiroz, J.M. 2001. Distribution, survivorship and mortality sources in immature stages of the neotropical leafminer *Pachyschelus coeruleipennis* Kerremans (Coleoptera: Buprestidae). *Revista Brasileira de Biologia*, no prelo.
- Rashbrook, V.K., Compton, S.G. & Lawton, J.H. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology*, 73: 2167-2174.
- Rhoades, D.F. & Cates, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances Phytochem.*, 10: 168-213.
- Rico-Gray, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biol. J. of Linnean Soc.*, 38: 173-181.
- Rico-Gray, V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, México. *Biotropica*, 25: 301-315.
- Rico-Gray, V., Garcia-Franco, J.G., Palacios-Rios, M., Díaz-Castelazo, C., Parra-Tabla, V. & Navarro, J.A. 1998a. Deographical and seasonal variation in the richness of ant-plant interactions in México. *Biotropica*, 30: 190-200.
- Rico-Gray, V., Palacios-Rios, M., Garcia-Franco, J.G., Mackay, W.P. 1998b. Richness and seasonal variation of ant-plant associations mediated by plant-derived resources in the Semiarid Zapotitlán Valley, México. *Am. Midl. Nat.*, 140: 21-26.
- Riley, T.J. 1989. Effect of larval photoperiod on incidence of adult seasonal forms in *Anaea andria* (Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 61: 224-227.
- Rodrigues, R. R. & Shepherd, G.J. 1992. Análise da variação estrutural e fisionômica da vegetação e características edáficas, num gradiente altitudinal na Serra do Japi. In: Morellato, L.P.C. (Org.) pp. 64-96. *Historia Natural da Serra do Japi: ecologia e*

preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil. Editora da UNICAMP-FAPESP, Campinas.

- Ryti, R.T. 1992. Relationship between density of aphid host plants and an associated aphid-tending ant (*Formica altipetens*). *Am. Midl. Nat.*, 127: 190-197.
- Salazar, B.A. & Whitman, D.W. 2001. Defensive Tactics of Caterpillars Against Predators and Parasitoids, pp. 00-00. In: T.N. Ananthakrishnan (ed.), *Insect and Plant Defense Dynamics*. Enfield: Science Publisher Inc. (no prelo).
- Schemske, D.W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *J. Ecol.*, 68: 959-967.
- Schmitz, O.J., Hambäck, P.A. & Beckerman, A. P. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *Am. Nat.*, 155: 141-153.
- Seibert, T.F. 1992. Mutualistic interactions of the aphid *Lachnus allegheniensis* (Homoptera: Aphididae) and its tending ant *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 85: 173-178.
- Simmons, A.M. 1994. Oviposition on vegetables by *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae): temporal and leaf surfaces factors. *Environ. Entomol.*, 23: 381-389.
- Skinner, R.H. 1996. Leaf temperature effects on *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) oviposition. *Environ. Entomol.*, 25: 1371-1375.
- Skinner, R.H. & Cohen, A. 1994. Phosphorus nutrition and leaf age effects on sweetpotato whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) host selection. *Environ. Entomol.*, 23: 693-698.

- Smiley, J.T. 1985. *Heliconius* caterpillars mortality during establishment on plants with and without attending ants. *Ecology*, 66: 845-849.
- Smiley, J.T. 1986. Ant constancy at *Passiflora* extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. *Ecology*, 67: 516-521.
- Snyder, W.E. & Ives, A.R. 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*, 82: 705-716.
- Southwood, T.R.E. 1978. The components of diversity. *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.*, 9: 19-40.
- Stadler, B. & Dixon, A.F.G. 1999. Ant attendance in aphids: why different degrees of myrmecophily ? *Ecol. Ent.*, 24: 363-369.
- Stiling, P. & Simberloff, D. 1989. Leaf abscission: induced defense against pests or response to damage ? *Oikos*, 55: 43-49.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. & Southwood, R. 1984. *Insect on plants: Community Patterns and Mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge. 312pp.
- Sudd, J.H. 1983. The distribution of foraging wood-ants (*Formica lugubris* Zett.) in relation to the distribution of aphids. *Insectes Sociaux*, 30: 298-307.
- Sudd, J.H. & Sudd, M.E. 1985. Seasonal changes in the response of wood-ants to sucrose baits. *Ecol. Ent.*, 10: 89-97.
- Tilman, D. 1978. Cherries, ants and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. *Ecology*, 59: 686-692.
- Thresh, J.M. 1981. *Pests, Pathogens and Vegetation*. Pitman. London.
- Torres, J.A. 1984. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica*, 16: 284-295.

- Trumble, J.T.; Hirsch, D.M.K. & Ting, I.P. 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annu. Rev. Entomol.*, 38: 93-119.
- Van Lenteren, J.C. & Noldus, P.J.J. 1990. Whitefly-Plant Relationships: Behavioural and Ecological Aspects. *In*: D. Gerling (Edit.). pp. 91-106. *Whiteflies: Their Bionomics, Pest Status and Management*. Intercept , Andover.
- Vinson, S.B. & Scarborough, T.A. 1991. Interactions between *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), *Rhopalosiphum maidis* (Homoptera: Aphididae), and the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hymenoptera: Aphidiidae). *Ann. Entomol. Soc. of Am.*, 84: 158-164.
- Wäckers, F.L. 2000. Do oligosaccharides reduce the suitability of honeydew for predators and parasitoids? A further facet to the function of insect-synthesized honeydew sugars. *Oikos*, 90: 197-201.
- Washburn, J.O. & Cornell, H.V. 1981. Parasitoids, patches, and phenology: their possible role in the local extinction of a cynipid gall wasp population. *Ecology*, 62: 1597-1607.
- Way, M.J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 8: 307-344.
- Whitman, D. 1994. Plant Bodyguards: Mutualistic Interactions between Plants and the Third Trophic Level. *In*: *Functional Dynamics of Phytophagous Insects*. T.N. Ananthakrishnan (ed.). pp. 207-247. Oxford & IBH Publishing CO.
- Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. *Am. Nat.*, 112: 1017-1045.

- Wood, T.K. 1984. Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). *Sociobiology*, 8: 299-344.
- Woodman, R.L. & Price, P.W. 1992. Differential larval predation by ants can influence willow sawfly community structure. *Ecology*, 73: 1028-1037.
- Yee, W.L., Hendrix, D.L., Toscano, N.C., Chu, C.C. & Henneberry, T.J. 1996. Diurnal field patterns of honeydew sugar secretion by *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) nymphs on cotton. *Environ. Entomol*, 25: 776-782.